Pflanzengeographische Kommission
der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft
Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz, Heft 20
Schriftleitung: Prof. Dr. H. Brockmann-Jerosch

Zur Soziologie der Isoëtetalia

INAUGURAL-DISSERTATION
zur
Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung
der Philosophischen Fakultät der Universität Basel

von

Dr. phil. MAX MOOR
aus Basel

Genehmigt von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der philosophischen Fakultät auf Antrag der Herren Prof. Dr. G. Senn, Basel, und Dr. J. Braun-Blanquet, Montpellier.

Basel, den 6. Dezember 1935.

Prof. Dr. A. Portmann, Dekan.

VERLAG HANS HUBER, BERN · 1936

TAFEL I

Phot. Verfasser

Standort des Centunculo-Anthoceretum punctati
Ackergraben zwischen zwei Weizenäckern, wo das Wasser lange stagnierte.
Hirsingen, Elsass (Dép. Haut-Rhin, France), Ende Juni 1935.

Pflanzengeographische Kommission
der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft
Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz, Heft 20
Schriftleitung: Prof. Dr. H. Brockmann-Jerosch

Zur Soziologie der Isoëtetalia

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde

vorgelegt der

Mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung
der Philosophischen Fakultät der Universität Basel

von

Dr. phil. MAX MOOR
aus Basel

Genehmigt von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der philosophischen Fakultät auf Antrag der Herren Prof. Dr. G. Senn, Basel, und Dr. J. Braun-Blanquet, Montpellier.

Basel, den 6. Dezember 1935.

Prof. Dr. A. Portmann, Dekan.

VERLAG HANS HUBER, BERN · 1936

Curriculum vitae

Ich, Max Walter Moor, wurde am 8. Mai 1911 in Basel geboren. Meine Eltern sind Jakob Moor, Portier der S. B. B., von Basel, und Marie, geb. Laub.

Ich durchlief in Basel die Primarschule, die Untere und Obere Realschule und bestand im Frühling 1930 die Maturitätsprüfung.

Meine Studien absolvierte ich an der Universität Basel (Frühling 1930—Winter 1935). Seit Herbst 1932 bekleide ich die Stelle eines 2. Assistenten im Botanischen Institut Basel. Im Herbst 1934 erwarb ich nach bestandener wissenschaftlicher und pädagogischer Prüfung das Basler Oberlehrerdiplom.

Ich besuchte die Vorlesungen folgender Herren Professoren und Dozenten: Buxtorf, Cadisch, Geiger, Geigy, Hagenbach, Handschin, Häberlin, Jaeger, Menzel, Portmann, Reichel, Schüepp, Senn, Vischer, Vosseler und Zschokke.

Meine Dissertation verfasste ich unter Leitung der Herren Dr. J. Braun-Blanquet (Montpellier) und Prof. Dr. G. Senn (Basel).

Allen meinen verehrten Lehrern danke ich bestens für die Förderung, die sie mir während meiner Studien haben angedeihen lassen.

R. UNIV
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

Vorwort 7

A. Isoëtetalia Br.-Bl.

Name der Ordnung 9
Allg. Charakteristik der Ordnung 10
Verbreitung und Genese 11
Das Verhalten der Charakterarten in den verschiedenen Florengebieten 12

B. Nanocyperion flavescentis Koch

Einleitung und allg. Charakteristik 15
Gesellschaftstreue und ihre Ursachen 17
Soziologische Struktur 18
Periodizität 20
Oekologie 20
Verbreitungsbiologisches 23
Sukzession 24
Geographische Verbreitung 27

1. Eleocharetum ovatae Hayek

Synonyme, florist. Charakteristik 30
Typus und Faziesbildungen 33
Soziologische Struktur 35
Periodizität 37
Oekologie 38
Verbreitungsbiologisches 41
Sukzession 42
Geographische Verbreitung 43

2. Centunculo-Anthoceretum punctati Koch

Synonyme, florist. Charakteristik 45
Typus und Faziesbildungen 49

Seite

Floristisch-soziologische Verwandtschaftsbeziehungen des Centunculo-Anthoceretum

a) Stellung im Verband 53

b) Scheinbare Verwandtschaft u. Beziehungen des Centunculo-Anthoceretum zur Secalinion-Gesellschaft . 65

Soziologische Struktur 63

Stetigkeits- und Treueverhältnisse der Charakterarten . 65

Periodizität 67

Oekologie 68

Einfluss der menschlichen Eingriffe 76

Blüten- und Verbreitungsbiologisches 82

Sukzession 84

Geographische Verbreitung 87

3. Cicendietum filiformis Allorge

Synonyme, allg. Charakteristik 89

Floristische Charakteristik 90

Typus und Faziesbildungen 93

Soziologische Struktur 93

Periodizität 95

Oekologie 95

Verbreitungsbiologisches 96

Sukzession 96

Geographische Verbreitung 97

4. Isolepis-Stellaria uliginosa-Assoziation Koch

Synonyme, allg. Charakteristik 99

Floristische Charakteristik 100

Typus und Faziesbildungen 103

Soziologische Struktur 103

Periodizität 104

Oekologie 104

Verbreitungsbiologisches 106

Sukzession 107

Geographische Verbreitung 107

5. Cyperetum flavescentis Koch

Synonyme, allg. Charakteristik 109

Seite

Floristische Charakteristik 110
Typus und Faziesbildungen 111
Soziologische Struktur 114
Periodizität 115
Oekologie 116
Verbreitungsbiologisches 118
Sukzession 119
Geographische Verbreitung 120
1. Anhang: Fimbristyletum annuae 121
2. Anhang: Lolieto-Juncetum compressi . . . 122

C. Isoëtion Br.-Bl.

Einleitung 123
Floristische Charakteristik 124
Soziologische Struktur 125
Periodizität 126
Oekologie 127
Sukzession 131
Geographische Verbreitung 132

D. Organisationshöhe der Isoëtetalia 133

Zusammenfassung 139

Literatur 143

Assoziationstabellen I und II . . . am Schluss eingeheftet

Vorwort

Vorliegende Arbeit behandelt die Pflanzengesellschaften der Ordnung der *Isoëtetalia* und versucht, ihre Soziologie möglichst allseitig zu beleuchten, wobei der Begriff Soziologie sowohl Gefüge und Oekologie, als auch Genetik, Verbreitung und Systematik umfasst.

Die bei diesen Untersuchungen angewendeten Methoden finden sich beschrieben in Braun-Blanquet (Pflanzensoziologie 1928), wo auch die nötigen Erläuterungen über die hier angewendeten Begriffe zu finden sind. Im übrigen halte ich mich streng an die kürzlich am 6. Internationalen Botanischen Kongress 1935 in Amsterdam angenommene Resolution, die einen erfreulichen Schritt zur Einigung der verschiedenen Schulen darstellt.

Die Untersuchungen über die Ordnung der *Isoëtetalia* wurden ausgeführt in der Umgebung von Basel und im Sundgau, im schweizerischen Mittellande und in den Voralpentälern, sowie in der Dombes nördlich Lyon und in Südfrankreich (Dép. Hérault). — Da die Untersuchungen viel Arbeit erforderten, und da sie sich auf ein grosses Gebiet erstreckten, war eine Beschränkung auf eine einzige Ordnung von Pflanzengesellschaften nötig. Ich glaube aber, dass gerade eine solche Beschränkung, die eine *eingehende* Behandlung eines enger begrenzten Stoffgebietes erlaubt, zur Lösung allgemeiner Fragen wertvolle Beiträge liefern kann. — Die Ordnung der *Isoëtetalia* ist nämlich ein günstiges Beispiel, an welchem sich zeigen lässt, wie sich innerhalb einer gut abgegrenzten soziologischen höhern Einheit die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse in floristisch-soziologischer und in ökologischer Beziehung gestalten. — Solche Einzelstudien dürften heute um so dringender sein, als die Pflanzensoziologie im Begriffe ist, ein festes systematisches Fundament aufzubauen.

Die im folgenden untersuchte Ordnung lässt sich folgendermassen gliedern:

Ordnung: Isoëtetalia Braun-Blanquet

I. Verband: Nanocyperion flavescentis Koch

1. Assoziation: Eleocharetum ovatae Hayek
2. » : Centunculo-Anthoceretum punctati Koch
3. » : Cicendietum filiformis Allorge
4. » : Isolepis-Stellaria uliginosa-Assoziation Koch
5. » : Cyperetum flavescentis Koch.

II. Verband: Isoëtion Braun-Blanquet

1. Assoziation: Isoëtetum Duriaei Br.-Bl.
2. » : Isoëtetum setacei Br.-Bl.
3. » : Myosuro-Bulliardetum Vaillantii Br.-Bl.
4. » : Elatinetum macropodae Br.-Bl.
5. » : Isoëtetum adspersi Br.-Bl.
6. » : Laurentio-Anthoceretum dichotomi Br.-Bl.
7. » : Juncus capitatus-Isoëtes hystrix-Assoz. Br.-Bl.

Ich möchte nicht versäumen, auch an dieser Stelle meinen verehrten Förderern dieser Arbeit meinen besten Dank auszusprechen. In erster Linie danke ich den Herren Dr. J. Braun-Blanquet, Montpellier, und Prof. Dr. G. Senn, Basel, unter deren Leitung es für mich eine Freude war, vorliegende Arbeit durchzuführen. Herrn Privatdozent Dr. M. Geiger-Huber (Botanisches Institut Basel) schulde ich für seine vielen wertvollen Anregungen aufrichtigen Dank, ebenso Herrn Dr. A. Binz, Kustos am Herbarium der Universität Basel, für die Bestimmung mancher kritischer Pflanzen. Herrn E. Spaar, Abwart am Botanischen Institut Basel, danke ich bestens für die Anfertigung der Photographien.

Endlich schulde ich der Pflanzengeographischen Kommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, insbesondere der Schriftleitung, Herrn Prof. Dr. H. Brockmann-Jerosch, für das wohlwollende Entgegenkommen bei der Drucklegung vorliegender Arbeit besten Dank.

Basel, Dezember 1935

Max Moor

A. Isoëtetalia Br.-Bl.

Name der Ordnung

Der Name dieser Ordnung erscheint in der Literatur zum erstenmal 1930, aufgestellt von J. Braun-Blanquet in seinem «Aperçu sur les groupements végétaux du Bas-Languedoc». Das mitteleuropäische *Nanocyperion* aber wurde bisher noch nicht einbezogen, denn die mannigfaltigen Beziehungen dieses Verbandes zu dem westmediterranen *Isoëtion* waren noch nicht aufgedeckt. Dem heutigen Tatbestand würde eher der Name *«Nanocypereto-Isoëtetalia»* entsprechen, der trotz seiner Schwerfälligkeit die Beziehungen der beiden regional getrennten Verbände gut umschreiben würde. Er muss aber gemäss den vom Komitee des Prodromus der Pflanzengesellschaften 1932 aufgestellten Prioritätsregeln zugunsten des bereits in die Literatur eingegangenen Namens der *Isoëtetalia* zurücktreten. Eine gute deutsche Bezeichnung zu finden, ist mir leider nicht gelungen.

W. Koch (1926, p. 20) hatte das *Nanocyperion* zusammen mit dem *Polygono-Chenopodion*-Verband in die Ordnung der *Nanocypereto-Polygonetalia* gestellt. Diese muss jedoch fallengelassen werden, da das *Polygono-Chenopodion* viel engere floristisch-soziologische Beziehungen zu den Ruderalgesellschaften der Schuttplätze und Wegränder aufweist und in die Ordnung der *Chenopodietalia* gehört, während, wie gezeigt werden soll — das *Nanocyperion flavescentis* zusammen mit dem *Isoëtion* des Mediterrangebietes in die *Isoëtetalia* gestellt werden muss.

Eine eigene Ordnung für den *Nanocyperion*-Verband, die *Nanocyperetalia*, aufzustellen (wie das Klika 1935, p. 292 getan hat),

ist meines Erachtens nicht nötig, da die Beziehungen zwischen *Nanocyperion* und *Isoëtion* zu mannigfaltig und zu deutlich sind, als dass erst ihre Ordnungen zu einer höheren Einheit vereinigt werden müssten. Wäre nur die Gruppe der Ordnungs-Charakterarten den beiden Verbänden gemeinsam, so wäre in Anbetracht ihrer regionalen Trennung der Schritt von Klika begründet; die überaus zahlreichen übergreifenden Charakterarten aber zeigen deutlich, dass die Verwandtschaft enger ist und die beiden Verbände darum in *einer* Ordnung untergebracht werden müssen.

Allgemeine Charakteristik

Die Ordnung der Isoëtetalia umfasst nach den heutigen Kenntnissen einen mitteleuropäischen Verband, das *Nanocyperion flavescentis* Koch, und mehrere mediterrane Verbände (das *Isoëtion*, das *Preslion cervini)*, von denen aber erst ein einziger, das *Isoëtion* Br.-Bl., näher beschrieben worden ist (Braun-Blanquet 1936). Die beiden genannten Verbände haben verschiedene Arten gemeinsam, nämlich die Ordnungs-Charakterarten *Juncus bufonius*, *Juncus tenageja*, *Centaurium pulchellum*, *Myosurus minimus*, *Lythrum hyssopifolia*, *Mentha pulegium*, *Riccia bifurca* und *R. glauca* (und wohl noch andere Moose). Hinzu treten aber noch zahlreiche übergreifende Charakterarten, welche sowohl im Mediterrangebiet als auch in Mitteleuropa in je einer Assoziation des *Isoëtion* bzw. *Nanocyperion* auftreten, einerseits also als regionale Charakterarten der entsprechenden Assoziation gelten müssen, andererseits die floristischen Verwandtschaftsbeziehungen beider Verbände vermehren und deren ähnliche oder übereinstimmende Oekologie erkennen lassen.

Die Assoziationen vorliegender Ordnung sind ausgesprochene Therophyten-Gesellschaften. Da der Therophyt äusserst konkurrenzschwach ist und im Kampf um Raum und Licht den mehrjährigen Arten stets unterliegt, vermögen die Gesellschaften der *Isoëtetalia* nur nackten Boden zu besiedeln. Ihr einziges, allerdings sehr wirksames Konkurrenzmittel ist ihre überaus grosse Einwanderungsgeschwindigkeit.

Die kurze, ihnen zur Verfügung stehende Zeit lässt ein meist nur sehr lockeres Gesellschaftsgefüge entstehen, so dass der Standort

selten ganz bedeckt ist. Die in Frage stehenden Assoziationen sind somit als offene Gesellschaften zu bewerten.

Alle zeichnen sich durch eine sehr disjunkte Verbreitung und grosse Seltenheit aus und sind in ihrem Vorkommen streng lokalisiert.

Der grosse Therophytenanteil im Lebensformenspektrum, der bei einigen *Nanocyperion*-Gesellschaften bis 80 und 90 % beträgt, bewirkt — abgesehen von den oft sehr veränderlichen Standortsverhältnissen, die ja den annuellen Charakter der besiedelnden Vegetation bedingen — die grosse Veränderlichkeit aller Assoziationen der *Isoëtetalia*. Wenn diese Gesellschaften schon durch diese grosse Veränderlichkeit in ihrem örtlichen und zeitlichen Auftreten noch seltener erscheinen als sie in Tat und Wahrheit sind, so erschwert die Kleinheit der Individuen das Auffinden der Bestände noch erheblich. Diese Gesellschaften sind nämlich eigentliche Miniaturausgaben, beträgt doch die durchschnittliche Individuengrösse nur 5—10 cm und ihr Minimalraum kaum 1 m².

Auch die Strukturverhältnisse von *Nanocyperion* und *Isoëtion* zeigen auffallende Aehnlichkeit und lassen schon darum eine in den wesentlichsten Zügen übereinstimmende Oekologie erwarten. Nackte Standorte, die zudem noch sehr feucht sein müssen, sind sowohl im Mediterrangebiet als auch in Mitteleuropa selten. Nur dort, wo periodisch wirkende Faktoren die einwandernde Mehrjährigenvegetation ständig vernichten, kann man Gesellschaften der *Isoëtetalia* erwarten. Als solche periodisch wirkende Faktoren kommen in Betracht: alljährliche Ueberflutung oder Umpflügen, alljährliches Begehen oder Holzschleifen. Die dadurch bedingte strenge Periodizität drückt sich im Entwicklungsgang der Assoziationen sehr scharf aus, indem alle *Isoëtetalia*-Gesellschaften durch eine kurze, eng und scharf begrenzte Vegetationsperiode ausgezeichnet sind. Strenge Abhängigkeit von der Jahreszeit ist besonders dort festzustellen, wo der jahreszeitliche Witterungsverlauf den Faktor bedingt oder beeinflusst, der die Mehrjährigenvegetation vernichtet.

Verbreitung und Genese

Das Schwergewicht, die Hauptverbreitung und vielleicht auch der Entstehungsort der *Isoëtetalia* liegen im westlichen Teil des

Mediterrangebietes. Die Ordnung ist mediterran, besitzt aber in Mitteleuropa einen abgeleiteten Verband, das *Nanocyperion flavescentis*, dessen Ordnungs- und übergreifende Charakterarten sämtlich mediterranen Ursprungs sind; nur die Verbands- und einige Assoziations-Charakterarten sind echte Mitteleuropäer. Dies legt den Schluss nahe, dass das *Nanocyperion* jüngerer Entstehung ist als die mediterranen Verbände der *Isoëtetalia* und wohl erst nach der Eiszeit in Mitteleuropa eingewandert ist, während die *Isoëtion*-Gesellschaften wohl schon im Tertiär entstanden sind und sich bis heute halten konnten, weil ihr Verbreitungsgebiet, die Mediterranregion, durch die Wirkungen der Eiszeit weit weniger in Mitleidenschaft gezogen wurde als dasjenige des mitteleuropäischen Nanocyperion.

Das Verhalten der Charakterarten in den verschiedenen Florengebieten

Die beiden regional getrennten Verbände *Isoëtion* und *Nanocyperion* müssen als vikarisierende Verbände bezeichnet werden. Sie besiedeln in ihrer entsprechenden Region dieselben Standorte, nämlich Ufer und Ränder austrocknender Teiche und Tümpel, sind doch auch die Getreideackergräben, die nassen Wald- und Riedwege mit lang stagnierendem Wasser als solche zu bewerten. Wie bereits oben erwähnt, sind Strukturverhältnisse, Oekologie und Biologie der Verbände bzw. Gesellschaften der verschiedenen Regionen verblüffend ähnlich oder stimmen sogar vollkommen überein, was die floristische Verwandtschaft der beiden Verbände, insbesondere die grosse Zahl von übergreifenden Charakterarten, genügend erklärt. Die übergreifenden Charakterarten entpuppen sich fast durchwegs als eigentliche *Isoëtion*-Arten mediterraner Herkunft und erlangen ihr Optimum bezeichnenderweise in den *Isoëtion*-Gesellschaften. Solche übergreifende Charakterarten sind:

Damasonium polyspermum: Ch.-A. [1]) des *Elatinetum macropodae*, kommt vor im *Cicendietum* der Dombes und von Fontainebleau (*Denis*, 1925, p. 53)

Bulliarda Vaillanti: Ch.-A. des *Myosuro-Bulliardetum*, kommt vor im *Cicendietum* von Fontainebleau (*Denis*, 1925, p. 53)

[1]) Ch.-A. wird stets für Charakterart gebraucht.

Myosotis sicula: Ch.-A. des *Myosuro-Bulliardetum*, von *Gadeceau* (1909, p. 117) für das *Cicendietum* von Grand-Lieu angegeben

Civendia pusilla: Ch.-A. von *Isoëtetum setacei* und *Cicendietum filiformis*

Juncus pygmaeus: Ch.-A. von *Isoëtetum* und *Cicendietum filiformis*

Cardamine parviflora: Ch.-A. von *Isoëtetum setacei* und *Cicendietum filiformis*

Juncus capitatus: Ch.-A. von *Isoëtetum Duriaei*, der *Juncus-capitatus-Isoëtes hystrix*-Assoz. und des *Centunculo-Anthoceretum*

Cicendia filiformis: Ch.-A. der *Juncus capitatus-Isoëtes hystrix*-Assoz. und des *Cicendietum filiformis*

Veronica acinifolia: Ch.-A. des *Myosuro-Bulliardetum* und des *Centunculo-Anthoceretum*

Trifolium filiforme: Ch.-A. des *Isoëtetum Duriaei* und des *Cicendietum filiformis*

Myosurus minimus: Ch.-A. mehrerer *Isoëtion*-Gesellschaften und des *Centunculo-Anthoceretum*, als Seltenheit im *Eleocharetum ovatae* (Libbert, 1932, p. 23)

Pulicaria vulgaris: Verbands-Ch.-A. des *Isoëtion*, kommt auch im *Cicendietum* und im *Centunculo-Anthoceretum* der Dombes vor (eig. Beob.)

Illecebrum verticillatum, *Corrigiola litoralis*, *Radiola linoides:* Ch.-A. des *Cicendietum filiformis* und nordafrikanischer *Isoëtion*-Gesellschaften

Die strenge Gebundenheit dieser im Mediterrangebiet im *Isoëtion* vorkommenden Arten an das *Nanocyperion* als nächst verwandtem Verband der eurosibirischen Vegetationsregion ist sehr bezeichnend für die verwandtschaftliche Stellung beider Verbände und unterstreicht diese kräftig.

Als weiteres verbindendes Moment dürfte auch die stattliche Zahl vikarisierender Arten mit ähnlicher Oekologie gelten, deren mitteleuropäische Art ausschliesslich im *Nanocyperion*, die mediterrane vikarisierende Art dagegen nur in Gesellschaften des *Isoëtion* angetroffen wird. Derartige vikarisierende Arten sind (siehe auch Abb. 1):

Nanocyperion	Isoëtion
Marsilia quadrifolia	*Marsilia pubescens*
Pilularia globulifera	*Pilularia minuta*
Bulliarda (Crassula, Tillaea) aquatica	*Bulliarda (Crassula, Tillaea) Vaillantii*
Peplis portula	*Peplis hispidula*
Elatine triandra *Elatine hexandra* *Elatine alsinastrum*	*Elatine (hexandra ssp.) macropoda*
Anthoceros levis *Anthoceros punctatus* *Anthoceros crispulus*	*Anthoceros dichotomus*
Riccia Warnstorfii	*Riccia Crozalsii* *Riccia lamellosa* *Riccia macrocarpa* *Riccia nigrella*
Riella Reuteri	*Riella Battandieri* *Riella Parisii* *Riella helicophylla* *Riella Cossoniana*

B. Nanocyperion flavescentis Koch

Einleitung, floristische Charakteristik

Das *Nanocyperion* ist einer der wenigen echten Therophytenverbände der eurosibirischen Region. Das mehr oder weniger humide Klima Mitteleuropas steht als typisches Hemikryptophytenklima in einem gewissen Gegensatz zu solchen Therophyten-Gesellschaften. Es ist darum nicht verwunderlich, dass sämtliche *Nanocyperion*-Assoziationen selten sind und zu den Kleinoden der mitteleuropäischen Vegetation zählen. Die grosse Veränderlichkeit der Standorte, die kurze Vegetationsdauer und die geringe Organisationshöhe der Gesellschaften erschweren zudem das Auffinden und lassen sie noch seltener erscheinen. Es sind eigentliche Miniaturassoziationen, deren Arten allgemein durch Zwergwuchs auffallen, so dass auch diese Eigenschaft zum Erkennen und Auffinden nicht gerade beiträgt.

Der Verband des *Nanocyperion flavescentis* wurde von W. Koch (1926, p. 21) aufgestellt und beschrieben. Obwohl er die atlantische, dem nordschweizerischen Mittellande fehlende Gesellschaft des *Cicendietum filiformis* noch nicht einbezogen hat, ist die von ihm gegebene Gruppe der Verbands-Charakterarten nahezu vollständig. Zu diesen gesellen sich noch *Limosella aquatica* und *Plantago intermedia* (bei Koch Ch.-A. des *Eleocharetum* bzw. *Centunculo-Anthoceretum)*, ferner *Gnaphalium luteoalbum* und die von Klika (1935, p. 292) angegebene *Potentilla supina.* Es ergeben sich somit folgende Verbands-Charakterarten (s. auch Abb. 2):

Gnaphalium luteoalbum
Gnaphalium uliginosum
Plantago intermedia
Peplis portula
Limosella aquatica
Panicum ischaemum
Cyperus fuscus
Potentilla supina
Hypericum humifusum
Gypsophila muralis
Centunculus minimus
Isolepis setacea

Moose

Riccia glauca
Archidium phascoides
Fossombronia Wondraczeki

Juncus bufonius und *J. tenageja* sowie *Centaurium pulchellum* charakterisieren nicht nur den Verband, sondern die ganze Ordnung, ebenso *Myosurus minimus*, *Juncus capitatus* und *Lythrum hyssopifolia*.

Die von Klika (l. c.) zu den Verbands- und Ordnungs-Charakterarten gestellten Arten *Veronica scutellata*, *Potentilla norvegica* und *Juncus bulbosus* haben eine grössere Verbreitung und sind nicht streng an die *Nanocyperion*-Gesellschaften gebunden, während *Roripa islandica* und *Ranunculus scleratus* Charakterarten von *Polygono-Chenopodion*-Gesellschaften darstellen.

Unter den Moosen sind die oben genannten *Fossombronia Wondraczeki*, *Archidium phascoides* und *Riccia glauca* für den Verband charakteristisch, während *Riccia fluitans* wohl besser als Rest der ehemaligen flottierenden Wassergesellschaft und demnach als Begleiter aufgefasst wird, da ja ihr Optimum nicht im *Nanocyperion* liegt.

Der Verband umfasst fünf Assoziationen:

Eleocharetum ovatae Hayek 1923
Centunculo-Anthoceretum punctati Koch 1926
Cicendietum filiformis Allorge 1922
Isolepis-Stellaria uliginosa-Assoziation Koch 1926
Cyperetum flavescentis Koch 1926

Alle *Nanocyperion*-Gesellschaften vermögen nur nackten Boden zu besiedeln, weil ihre zahlreichen Therophyten äusserst konkurrenzschwach sind. Solch nackte Standorte sind infolge des feuchten Klimas und der intensiven Kultur in Mitteleuropa streng lokalisiert und müssen zudem jedes Jahr neu geschaffen, d. h. die einwandernde Mehrjährigenvegetation muss durch irgendwelchen alljährlich wirkenden Faktor vernichtet werden. — *Eleocharetum ovatae* und *Cicendietum* können ihre Standorte nur bei alljährlicher Ueberflutung halten, das allherbstliche Umpflügen der Getreideackerböden ergibt die Besiedlungsmöglichkeit für das *Centunculo-Anthoceretum*, während das *Cyperetum* und die Waldweggesellschaft die durch den Tritt bzw. das winterliche Holzschleifen geschaffenen nackten Stellen besiedeln. Der nasse, alljährlich neu reingefegte Standort, der nur einjährigen Pflanzen gute Besiedlungsmöglichkeiten bietet, ist eines der charakteristischsten Merkmale

Phot. E. Spaar

Abb. 1. *Vikarisierende Arten in vikarisierenden Verbänden*

Nanocyperion:

1. Marsilia quadrifolia
3. Pilularia globulifera
5. Peplis portula
7. Bulliarda aquatica
9a. Elatine trianda
9b. Elatine hexandra

Isoëtion:

2. Marsilia pubescens
4. Pilularia minuta
6. Peplis hispidula
8. Bulliarda Vaillantii
10. Elatine macropoda

1/3 nat. Gr.

Phot. E. Spaar

Abb. 2. *Charakterarten des Nanocyperion flavescentis*

1. Gnaphalium luteoalbum
2. Peplis portula
3. Gypsophila muralis
4. Isolepis setacea
5. Centunculus minimus
6. Hypericum humifusum
7. Cyperus fuscus
8. Gnaphalium uliginosum
9. Limosella aquatica
10. Plantago intermedia

1/3 nat. Gr.

aller *Nanocyperion*-Gesellschaften. Die 15 Verbands-Charakterarten (die gesellschaftssystematisch das verbindende Moment darstellen), sind durchwegs Therophyten. Die Verschiedenheit derjenigen Faktoren, welche alljährlich den nackten Standort erzeugen, ermöglicht das trennende Moment, die Assoziations-Charakterarten, zu erkennen (s. auch p. 24).

Da nun die erwähnten Faktoren, seien sie anthropogener oder edaphischer Natur, auf unbegrenzte Zeit alljährlich neu einsetzen und sich auswirken, sind die Gesellschaften des *Nanocyperion*-Verbandes nicht nur ausgesprochene Pionierassoziationen, sondern in gewissem Sinne zugleich auch edaphisch bzw. anthropogen bedingte Dauergesellschaften. Trotz der geringen Organisationshöhe des ganzen Verbandes und der mannigfaltigen Beziehungen der Gesellschaften untereinander sind die Assoziationen zufolge ihrer extrem spezialisierten Oekologie gut individualisiert.

Gesellschaftstreue und ihre Ursachen

Im humiden Klima Mitteleuropas mit vorwiegend mehrjährigen Arten spielen die Konkurrenzverhältnisse für das Herausschälen des Treuegrades eine bedeutende Rolle. Die Therophyten sind auf wenige nackte Standorte zusammengedrängt; und da ihnen die Mittel zu erfolgreicher Konkurrenz fehlen, sind sie eben auf solche Stellen beschränkt und somit für sie charakteristisch. Auf diese Tatsache hat schon Braun-Blanquet (1928, p. 56) im Hinblick auf einige Therophyten im *Mesobrometum* des schweizerischen Mittellandes aufmerksam gemacht. In noch höherem und ausschliesslicherem Masse trifft dies für die Charakterarten der *Nanocyperion*-Assoziationen zu, die ja echte Therophytengesellschaften darstellen. Es treten bei ihnen aber noch andere, weit wesentlichere Faktoren hinzu, nämlich die extremen Standortsverhältnisse und die kurze Vegetationsdauer. Nur den bestangepassten Arten mit einer aufs äusserste reduzierten Vegetationsperiode ist es möglich, den Standort zu besiedeln und zu behaupten. Dies gerade ist der hervorstechendste gemeinsame Charakterzug aller Arten, die an der Bildung der verschiedenen Assoziationen teilnehmen.

Soziologische Struktur

Ein weiteres Charakteristikum des *Nanocyperion*-Verbandes ist der Zwergwuchs seiner Arten. Selten kommen Individuen von über 10 cm Grösse vor, häufig bleiben sogar alle unter 5 cm. Dabei muss betont werden, dass es eigentliche Mikrotherophyten sind, die auch unter den günstigsten Bedingungen nicht grösser werden, sich dafür aber durch äusserst rasche Entfaltung auszeichnen. Viele übergreifende Arten und Begleiter aus benachbarten Gesellschaften treten in den Beständen der *Nanocyperion*-Assoziationen stets nur in Zwergformen auf.

Infolge dieser geringen Grösse der Pflänzchen ergeben sich bei dichter Besiedlung des nackten Bodens riesige Individuenmengen auf relativ kleinem Raum, wobei besonders die Moose den Boden oft fast völlig decken (*Riccia glauca* im *Eleocharetum ovatae*, *Anthoceros* sp. pl. im *Centuncuio-Anthoceretum*, *Blasia pusilla* in der *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation etc.).

Im *Nanocyperion* ist stets eine durch Kryptogamen gebildete Bodenschicht und eine aus Phanerogamen zusammengesetzte Krautschicht zu unterscheiden, wobei aber infolge der Kleinheit der Blütenpflänzchen sehr oft ein einheitlicher, kaum 5 cm hoher Rasen ohne Schichtungsunterschiede zustande kommt. Die Schichtenbindung ist nicht nur physiognomisch-strukturell, sondern auch ökologisch sehr eng; die Moos- und Krautschicht erscheinen stets zusammen.

Der Deckungsgrad aller *Nanocyperion*-Gesellschaften unterliegt von Bestand zu Bestand grossen Schwankungen, beträgt aber bei gut ausgebildeten Einzelbeständen stets mehr als die Hälfte und kann bisweilen sogar 100 % erreichen.

Der Minimalraum der *Nanocyperion*-Gesellschaften ist der Kleinheit der Arten entsprechend sehr gering und beträgt bei allen 1 m², mit Ausnahme des *Cyperetum flavescentis juncetosum compressi*, bei dem er ca. 4 m² gross ist.

Sowohl in Bezug auf soziologische Struktur und Minimalraum als auch auf Grössenverhältnisse stellen die *Nanocyperion*-Gesellschaften eine hübsche Parallele dar zu gewissen im Mittelmeergebiet verbreiteten Mikrotherophyten - Assoziationen des *Therobrachypodion*- und des *Helianthemion guttati*-Verbandes.

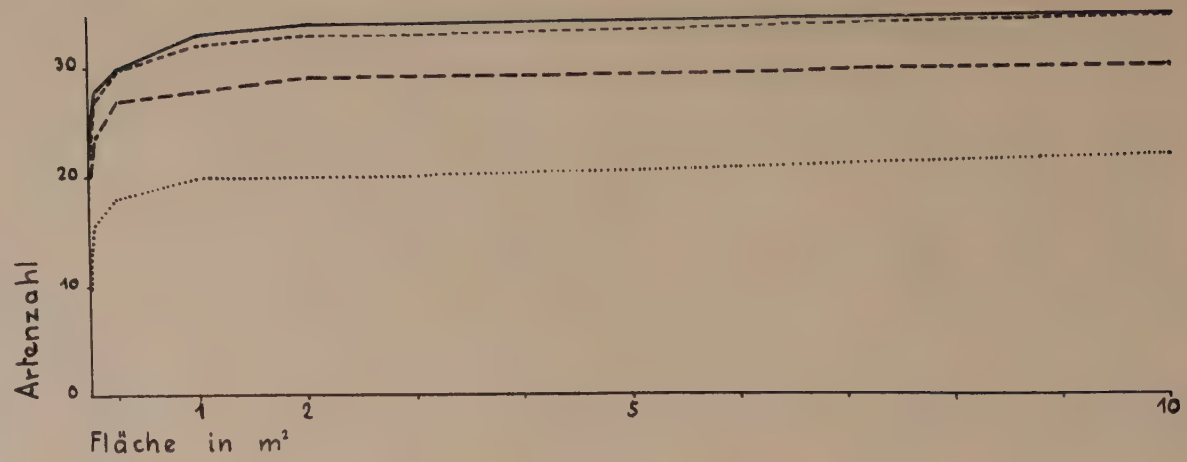


Fig. 1.
Nanocyperion-Gesellschaften: Art-Arealkurven

Fläche in dm²		1	2	4	25	100	200	1000
Artenzahl								
Cicendietum filiformis . . .	———	16	22	28	30	33	34	35
Centunculo-Anthoceretum . .	- - - - - -	16	21	27	30	32	33	35
Cyperetum flav. typicum . .	— — — —	15	20	24	27	28	29	30
Eleocharetum ovatae . . .	.....	9	13	16	18	20	—	22

Periodizität

Die Periodizität im Entwicklungsablauf der *Nanocyperion*-Gesellschaften ist sehr ausgesprochen, und zwar nicht so sehr abhängig vom Klima und den dadurch bedingten Unterschieden in den Jahreszeiten, als besonders von den ökologischen Faktoren, die den nackten Standort, die Besiedlungsmöglichkeit für die Therophyten-Assoziationen schaffen. Die Höchstentwicklung aller *Nanocyperion*-Gesellschaften fällt in den Spätsommer und Herbst, im Gegensatz zu den oben erwähnten Therophyten-Gesellschaften der Mediterranregion, deren Entwicklungsperiode durch das Klima bedingt ist und darum in den Frühling fällt. Die Abhängigkeit der *Nanocyperion*-Gesellschaften von der Jahreszeit zeigt sich auch dort, wo die Standorte durch irgendwelche Umstände früher als normal freigegeben werden, z. B. durch vorzeitiges Mähen des Getreides zu Grünfutter oder durch frühzeitige Trockenlegung der Tümpel und Teiche infolge extremer Trockenheit. An solchen Orten entwickeln sich die betreffenden Assoziationen entsprechend früher. Ihre Vegetationsdauer wird aber nicht verlängert, weil die Besitzergreifung des Standortes durch das *Bidentetum* bzw. *Panico-Chenopodietum* ebenfalls entsprechend früher einsetzt. Anderseits können sich die Gesellschaften auch spät im Herbst noch entwickeln, wenn ihr Standort bis tief in den Spätsommer hinein noch nicht besiedelbar war (*Centunculo-Anthoceretum* auf den Stoppeläckern; *Eleocharetum ovatae* auf Böden von Teichen, die erst im Oktober austrocknen bzw. abgelassen werden).

Die *Nanocyperion*-Assoziationen zeichnen sich somit durch eine weitgehende Unabhängigkeit von der Jahreszeit aus und sind infolgedessen an ihre sehr veränderlichen, jedes Jahr sich zeitlich und örtlich verschiebenden Standorte extrem angepasst.

Oekologie

Der nackte Standort aller *Nanocyperion*-Gesellschaften weist stets ein sog. Gley-Profil auf. Der wasserundurchlässige Horizont wird durch Löss- und Glaziallehm gebildet oder lokal auch durch zusammengeschwemmte feine Tonerde. Entsprechend dem extremen Feuchtigkeitsbedürfnis der Gesellschaften zeichnen sich die Stand-

orte durch gleichmässige grosse Nässe aus; diese wird durch die lehmig-tonige oder schlickige Struktur des Bodens gewährleistet. Dazu kommen die unmittelbare Wassernähe und die oft eintretende Ueberschwemmung des Standortes im Laufe der Vegetationsperiode *(Eleocharetum* und *Cicendietum typicum)*, lang stagnierendes Wasser in den Getreideackergräben *(Centunculo-Anthoceretum)*, in den Heidetümpeln *(Cicendietum)* oder an quelligen, betretenen Orten *(Isolepis-Stellaria ulig.*-Assoz. und *Cyperetum)*.

Der Stickstoffgehalt dieser Böden ist stets gross, während der Kalk meist ganz fehlt. Das pH schwankt zwischen mässig sauer und ± neutral (5,4 bis 6,8) mit Ausnahme des *Cyperetum flavescentis*, dessen pH-Grenzen bei 6,7 und 7,8 liegen.

Alle *Nanocyperion*-Gesellschaften zeichnen sich durch grosses Lichtbedürfnis aus und verarmen bei Beschattung rasch (die Mehrzahl der Arten sind strenge Lichtkeimer), ausgenommen die *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation der schattigen Waldwege, deren Bestände mit gut ausgebildetem *Nanocyperion*-Anteil bezeichnenderweise an den am stärksten belichteten Stellen vorkommen.

Bodenprofil. Es ist leicht einzusehen, dass die Standorte der verschiedenen Gesellschaften von den jeweiligen Faktoren verschieden stark beeinflusst werden. Je grösser die Störung der normalen Vegetationsentwicklung, je intensiver der Eingriff auf Boden und Pflanzendecke, desto höher der prozentuale Anteil der Therophyten im Lebensformenspektrum. Die 9 (bisweilen sogar 10) Monate dauernde Ueberflutung der *Eleocharetum ovatae*-Standorte ist die Ursache, dass diese Teichbodengesellschaft beinahe ausschliesslich aus Einjährigen zusammengesetzt ist, während sich im *Cicendietum filiformis* auch einige mehrjährige Arten zu halten vermögen, weil die Teichufer oder austrocknenden Heidetümpel oft nur während kurzer Hochwasser- bzw. Regenperioden von Wasser bedeckt sind. — Das alljährliche Umackern des Standortes des *Centunculo-Anthoceretum*, das Pflügen und Bebauen der Getreidefelder gewährt wiederum nur den bestangepassten Hemikryptophyten und Geophyten einige Existenzmöglichkeit; zudem tritt in den Ackergräben noch stagnierendes Wasser als auslesender Faktor hinzu, so dass sich im Lebensformenspektrum der stark anthropogen beeinflussten Gesellschaft ca. 90 % Therophyten ergeben. — Zeitweise über-

schwemmt wird auch der Standort des *Cyperetum flavescentis typicum*, das 50 % Therophyten aufweist, während beim *Cyperetum flavescentis juncetosum compressi* der Anteil der Einjährigen nur 30 % beträgt. So stellt das *Cyperetum flavescentis*, besonders aber seine hemikryptophytenreiche Subassoziation, die höchst organisierte Gesellschaft des Verbandes dar.

Infolge dieser ungleich tief ins Gesellschaftsgefüge eingreifenden ökologischen Faktoren ergibt sich innerhalb des *Nanocyperion*-Verbandes folgende soziologische Progressionsreihe:

Tabelle 1

Organisationshöhe der Nanocyperion-Gesellschaften

Assoziationen des Nanocyperion flavescentis	Therophyten im Lebensformenspektrum	Differenzierung des Bodenprofils	Mächtigkeit des A-Horizontes im Bodenprofil
1. Eleocharetum ovatae	90—95 %	0	0
2. Centunc.-Anthoceretum	90 %	0	0
3. Cicendietum filiformis	60—70 %	A_1 *)	0—1 cm
4. Isol.-Stell. ulig.-Ass.	60 %	A_1	0—1 cm
5a. Cyperetum flav. typicum . . .	50 %	A_1	1 cm
5b. Cyp. flav. junc. compr.	30 %	A_1 u. A_2	2—4 cm

Dieselbe Reihenfolge ergibt sich auch bei der Betrachtung des typischen Bodenprofils der verschiedenen Gesellschaften (s. die beiden letzten Kolonnen vorstehender Tabelle). Für das *Nanocyperion flavescentis* charakteristisch ist ein Gleyboden, wobei sowohl die Intensität der Gleybildungen als ganz besonders die Entwicklung des A-Horizontes gesellschaftstypisch sind. Bei *Eleocharetum* und *Centunculo-Anthoceretum* fehlt der A-Horizont gänzlich, indem die auf den austrocknenden Teichböden liegende Schlammdecke eine von der Vegetation unabhängig abgelagerte Schicht darstellt und, wie übrigens der ganze Gleyboden, als geogen bezeichnet werden muss. Die biogenen Schichten fehlen vollkommen. Bei *Cicendietum filiformis* und der *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation sind infolge

*) Bei den Bodenprofilen werden generell 2 Typen unterschieden: ein A-C-Profil mit vorwiegend vertikalen und ein A-G-Profil mit vorwiegend horizontalen Wasserströmungen. Die A-Horizonte sind die Auslaugungs-, die B-Horizonte die Anreicherungshorizonte. Der C stellt die von Klima und Vegetation unangetastete Unterlage dar, während der G (Gley) ein wasserundurchlässiger Horizont ist.

der verschiedenen hinzutretenden mehrjährigen Arten leichte Andeutungen eines A-Horizontes nachzuweisen. Das *Cyperetum* endlich weist in seinem Bodenprofil den mächtigsten A-Horizont auf, wobei vom *Cyperetum typicum* bis zum *Cyperetum juncetosum compressi* nicht nur in floristisch-soziologischer Beziehung (mit abnehmender Therophytenzahl), sondern auch in Bezug auf die Mächtigkeit und Differenzierung des A-Horizontes eine sehr schöne Reihe von Uebergängen beobachtet werden kann, indem entsprechend dem Anteil der Einjährigen im Aufbau der Bestände das *Cyperetum typicum* die geringste, das *Cyperetum juncetosum compressi* im Bodenprofil die grösste Mächtigkeit des A-Horizontes aufweist.

Verbreitungsbiologisches

Die Pioniergesellschaften des *Nanocyperion*-Verbandes, die nur nackten Boden zu besiedeln vermögen, zeichnen sich nicht nur durch sehr rasche Entwicklung und kurze Vegetationsdauer, sondern auch durch grosse Einwanderungsgeschwindigkeit aus, indem die ihnen ökologisch zusagenden Standorte bereits im ersten Jahr vollständig in Besitz genommen werden. Die Anpassungen an die Verbreitung durch den Wind stehen an erster Stelle, was mit Voglers (1901, p. 74) Befunden vollkommen übereinstimmt, der die Anemochorie [1]) der Erstansiedler unter den Pflanzengesellschaften schon hervorgehaben hat. — Körnchenflieger und Staubschweber sind am zahlreichsten vertreten und machen bis 90 und 95 % der Artenzahl aus *(Centunculo-Anthoceretum, Eleocharetum ovatae, Cicendietum).* Die Samenproduktion ist sehr gross und kompensiert in gewisser Hinsicht die durch die Veränderlichkeit der Standorte bedingte Erschwerung der Besiedlung. Die Kleinheit der Samen ist aber wohl nicht als eine Anpassung an die Windverbreitung aufzufassen, sondern einfach als eine Folge der kurzen Vegetationsperiode, in welcher der Same knapp ausgereift und dargeboten, nicht aber mit viel Nährmaterial beladen werden kann.

Anpassungen an die Verbreitung durch das Wasser sind den nassen Standorten entsprechend deutlich erkennbar. Bei den hygro-

[1]) Anemochoren sind Arten, deren Verbreitungseinheiten durch Wind verbreitet werden, Hydrochoren werden durch das Wasser, Ombrohydrochoren durch die lebende Kraft der Regentropfen und die Epi- und Endozoochoren durch Tiere verbreitet (vgl. Müller P., 1933, p. 403 ff. und 1936, p. 181 ff.).

philsten Gesellschaften, d. h. bei *Eleocharetum* und *Cicendietum*, herrschen Hydrochorie [1]) und Hygrochasie [2]) vor, beim xerophileren *Centunculo-Anthoceretum* rücken dagegen Ombrohydrochorie [1]) und Xerochasie [2]) in den Vordergrund, während das *Cyperetum* mit vorherrschender Epi- und Endozoochorie [1]) seine Sonderstellung im Verband auch in verbreitungsbiologischer Hinsicht dokumentiert, ohne dass jedoch das für den *Nanocyperion*-Verband typische Merkmal des Vorherrschens der Körnchenflieger verwischt wird.

Sukzession

Die *Nanocyperion*-Assoziationen sind Erstansiedler auf feuchtem Boden, der durch alljährliche Ueberschwemmung von den einwandernden mehrjährigen Arten reingehalten wird, sei es durch Ueberflutung ganzer Teichböden und -ufer *(Eleocharetum* und *Cicendietum)* oder durch lange Bedeckung mit stagnierendem Wasser in den Getreideackergräben *(Centunculo-Anthoceretum)*, in Mulden und Karrengeleisen der Wald- und Riedwege *(Isolepis-Stellaria ulig.*-Assoziation bzw. *Cyperetum flavescentis)*. Bei den drei letztgenannten Assoziationen treten zu diesen natürlichen vegetationszerstörenden Faktoren die menschlichen Eingriffe, das Umpflügen, das Betreten und das Holzschleifen hinzu.

Der zu besiedelnde Standort ist also nicht etwa von physikalisch-chemischen Kräften völlig unangetasteter Fels oder Kies (wie das bei andern Pioniergesellschaften der Fall ist), sondern bereits vollständig aufbereiteter Lehm-, Ton- oder Schickboden mit stets deutlichen Gleybildungen, welcher sehr wohl ohne lange vorbereitende Phasen der Vegetations- und Bodenentwicklung (als edaphisch bedingte Dauergesellschaft) Erlenwald tragen könnte, wenn nicht die aufkeimende Mehrjährigenvegetation durch Wasser oder Mensch alljährlich vernichtet würde.

Die Eroberung des Standortes durch die Vegetation bei ausbleibender Ueberflutung etc. ist demnach auf solchen Böden nur eine

[1]) s. Fussnote p. 23.

[2]) Unter den Arten mit periodischer Unterbrechung der Darbietung lassen sich hygrochastische (bei Benetzung sich öffnend, bei Trockenheit sich schliessend) und xerochastische (bei Benetzung sich schliessend, bei Trokkenheit offen) unterscheiden (vgl. Müller P., 1933, p. 401).

Zeit- und nicht eine Bodenfrage, also lediglich eine Frage der Einwanderungsgeschwindigkeit. Diese auf solchen Standorten stattfindende, nicht auf eine mit ihr Schritt haltende Bodenentwicklung angewiesene Sukzession vollzieht sich äusserst rasch, was in krassem Gegensatz steht zur normalen, meist träge verlaufenden Vegetationsentwicklung, wo jedem Vegetationsstadium eine bestimmte Phase der Bodenentwicklung entspricht.

Infolge der kurzen Vegetationsperiode und des annuellen, ephemeren Charakters der *Nanocyperion*-Assoziationen ist im Herbst ihr Standort sozusagen wieder unbesiedeltes Neuland, bedecken doch im extremsten Fall nur tote, verdorrte Reste der kleinen *Nanocyperion*-Charakterarten den Standort. Die neu sich einstellende Pflanzengesellschaft — es ist stets eine Assoziation aus dem *Polygono-Chenopodion*-Verband — verdrängt keine andere, sondern besiedelt mehr oder weniger nackten Boden und ist demnach streng genommen ebenfalls Erstansiedler. Von einer Sukzession, von einem Sichentwickeln aus einer andern Pflanzengesellschaft ist keine Rede; denn im nächsten Jahr kann (bei ausbleibender Vernichtung der einwandernden Vegetation mehrjähriger Arten) diese Ablösung der *Nanocyperion*-Gesellschaften durch eine *Polygono-Chenopodion*-Assoziation noch einmal beobachtet werden, allerdings bereits örtlich eingeschränkt durch die sich immer mehr ausbreitenden Hemikryptophyten und Chamaephyten, die den ersten Sukzessionsschritt einleiten. Erst dieser Schritt ist entscheidend und definitiv.

Nun könnte allerdings der Einwand erhoben werden, es handle sich bei dieser Ablösung der *Nanocyperion*-Gesellschaften durch eine *Polygono-Chenopodion*-Assoziation nur um eine Aspektfolge ein und derselben Gesellschaft, dass also im Laufe einer Vegetationsperiode nur eine *einzige* Gesellschaft diese Standorte besiedle und zwei jahreszeitlich getrennte Aspekte hervorbringe. Dass dem nicht so ist, erhellt aus der Tatsache, dass an denjenigen Oertlichkeiten, an welchen die ökologischen Verhältnisse den Anforderungen der *Nanocyperion*-Gesellschaften nicht entsprechen, als Erstansiedler eine Gesellschaft des *Polygono-Chenopodion* erscheint, die sich somit als hinlänglich selbständig erweist, ganz abgesehen von ihrer weit grösseren und dichteren Verbreitung als derjenigen der seltenen *Nanocyperion*-Gesellschaft. — Die zeitliche Verschiebung der Keimung und die kurze Vegetationsdauer der Gesellschaften

beider Verbände ist es, was zwei getrennten Pflanzenassoziationen ermöglicht, innerhalb einer einzigen Vegetationsperiode einander ablösend den gleichen Standort zu besiedeln.

Wird nun in den folgenden Jahren der Faktor ausgeschaltet, der durch vollständige Vernichtung alles pflanzlichen Lebens nackten Boden erzeugt, so tritt die Weiterentwicklung äusserst rasch ein, die bei allen Assoziationen des Verbandes dem gleichen Endglied entgegenschreitet, nämlich dem edaphisch bedingten Erlen-Auenwald (s. aber unter *Centunc.-Anthoc.* p. 86). Der erste Sukzessionsschritt wird durch ein hemikryptophytenreiches Stadium getan, in welchem sich bald Weidengebüsch mit seiner Begleitflora einstellt; dieses wird aber vom Erlenwald bald erdrückt.

So spielt sich die Sukzession auf Gleyböden ab, wenn diese nicht mehr überflutet werden. Sie muss scharf getrennt werden von derjenigen Sukzessionsreihe, welche sich infolge der Verlandung ergibt.

Nanocyperion- oder *Polygono - Chenopodion* - Gesellschaften sind stets Pioniere. Die Bedingung für ihre Ansiedlung, das Vorhandensein nackten Bodens, ist bei Gewässern schwankenden Wasserstandes im Spätsommer nach Tieferlegung des Wasserspiegels überall dort gegeben, wo keine perennierenden Wasser-, Sumpf- oder Flachmoorgesellschaften Fuss gefasst haben.

Die sich ergebende Zonation an Teichen oder Flüssen, welche grossen Wasserschwankungen unterliegen, kann nicht als Sukzessionsreihe gedeutet werden, wie dies bei Verlandungsserien an Teichen oder Seen mit geringen Waserstandsschwankungen möglich ist. Denn starke Schwankungen des Wasserspiegels schaffen besonders an den Uferpartien andere Verhältnisse, die zudem nicht jedes Jahr gleich zu sein brauchen, so dass die Uferflächen je nach dem jeweiligen Witterungsverlauf grosse Unterschiede auszuhalten haben. — Diejenigen Teile, welche die extremsten Schwankungen durchzumachen haben, d. h. im Winter vollkommen überschwemmt sind und im Sommer oder Herbst völlig austrocknen, vermögen keine perennierende Vegetation zu tragen. Während der Ueberflutung im Frühling sind es ephemere Schwimmer- oder Schwebergesellschaften, und nach der Austrocknung im Spätsommer bedekken die kurzlebigen Arten einer *Nanocyperion-* oder *Polygono-Chenopodion*-Gesellschaft den Boden.

Dort aber, wo *Scirpeto-Phragmitetum* und *Magnocaricion*-Gesellschaften zu gedeihen vermögen, ist kein Platz für die vorgenannten Annuellen-Assoziationen, oder diese sind auf den sich immer ergebenden nackten Plätzchen zerstreut und fragmentarisch ausgebildet. Endglied dieser Sukzessionsreihe, welche infolge der langen Dauer des Verlandungsprozesses die Bodenoberfläche weit über den Gleyhorizont emporbaut, ist nicht mehr Erlenwald, sondern wird durch trockenere Waldtypen wie *Querceto-Carpinetum* und andere gebildet, genau wie dies auf den feuchten Löss- und Glaziallehm-Aeckern der Fall ist, die als Pionier das *Centunculo-Anthoceretum* tragen und nicht überschwemmt werden.

Geographische Verbreitung

Fast alle *Nanocyperion*-Assoziationen zeichnen sich durch disjunkte Verbreitung und Seltenheit aus. Die trotz extrem disjunkter Verbreitung über weite Gebiete gleichbleibende floristische Zusammensetzung der Gesellschaft und ihrer Einzelbestände zeugt offenbar von einer Zeit häufigeren Vorkommens und weiterer Verbreitung, von einer Zeit, in welcher der Kampf zwischen Wasser und festem Boden noch nicht durch den Menschen einseitig entschieden war.

Der *Nanocyperion*-Verband ist seiner geographischen Verbreitung nach als mitteleuropäisch zu bezeichnen. Er zieht aber den Westen Mitteleuropas deutlich vor, sind doch alle seine Assoziationen im subatlantischen Bereiche oder im westlichen Teile Zentraleuropas sowohl in bezug auf optimale Entfaltung als auch auf häufiges Vorkommen am besten entwickelt. Nach Osten und Norden zu verarmen sie rasch. Die östlichsten Ausläufer sind in Lettland, Polen und Rumänien zu suchen.

Von den 5 Assoziationen des *Nanocyperion*-Verbandes fehlt der Schweiz einzig das atlantische *Cicendietum filiformis* völlig. Am besten ausgebildet ist in der Schweiz das *Cyperetum flavescentis* der nassen Riedwege, welches nicht nur in schön entwickelten Beständen in den Auen und Riedwiesen am Rande der alpinen Randseen (wie Bodensee, Zürich- und Vierwaldstättersee etc.) vorkommt, sondern auch in die Alpentäler vordringt. Wesentlich seltener und

deutlich lokalisiert treten in der Schweiz das *Centunculo-Anthoceretum* und die *Isolepis-Steliaria ulig.*-Assoziation auf; sie sind auf das nördliche Mittelland und den Nordwesten bei Basel und der Ajoie beschränkt. Das *Eleocharetum ovatae* endlich kommt nur an

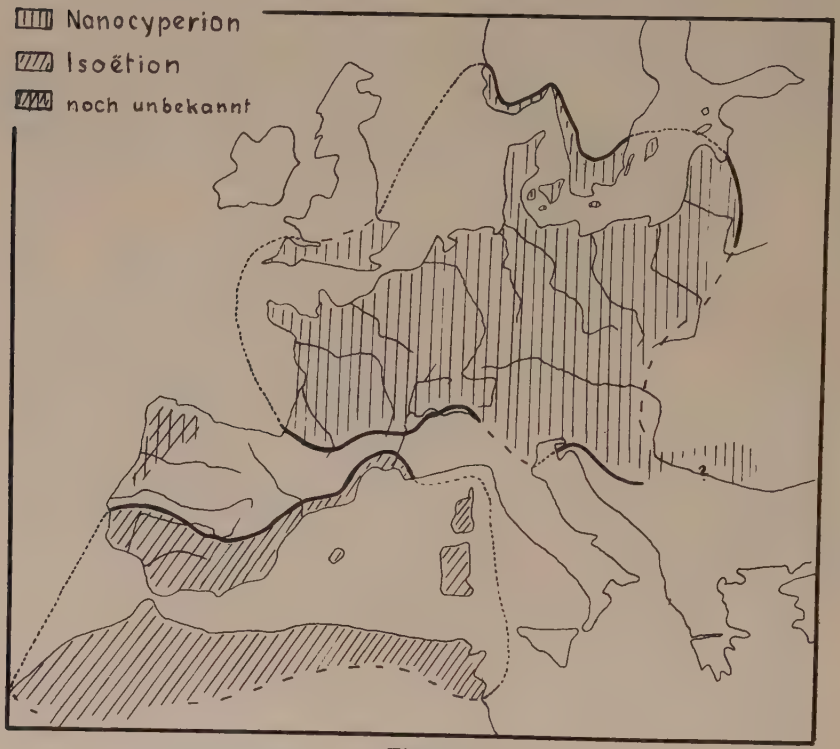


Fig. 2
Verbreitungsareale von Nanocyperion und Isoëtion

einem einzigen Ort in der Schweiz, am Lago Maggiore, vor, während diese Gesellschaft im Schwarzwald (Säckinger See) und in den zahlreichen Etangs des Sundgaus in guter Ausbildung auftritt.

Während *Cicendietum und Centunculo-Anthoceretum* entschieden atlantisch-subatlantischen Charakter tragen, ist das *Eleocharetum ovatae* auch in Zentraleuropa (Böhmen, Sachsen, Kroatien und Slavonien etc.) noch gut entwickelt und verarmt erst weiter östlich. Das *Cyperetum* und die *Isolepis-Stellaria ulig.*-Assoziation dürften

wohl bis Polen und Westrussland reichen, obgleich nur ziemlich selten und sehr verarmt.

Die Verbreitungsgrenzen des Verbandes stellen sich in grossen Zügen ungefähr folgendermassen dar: Im Westen bilden Südengland und die atlantischen Küsten Europas die Grenzen. Im Süden macht das *Nanocyperion* an der Nordgrenze des Mittelmeerklimas Halt und überschreitet diese Linie nirgends. *Isoëtion* und *Nanocyperion* schliessen sich in ihrer Verbreitung gegenseitig aus. Die Grenze verläuft von Südwestfrankreich ausgehend am Nordfuss der Pyrenäen und Alpen entlang und begreift südöstlich Kroatien und Slavonien ein. Die Nordgrenze verläuft den südskandinavischen Küsten entlang und umfasst Südlettland und Litauen. Die Ostgrenze ist noch nicht sicher anzugeben; zum mindesten aber kann gesagt werden, dass östlich der Linie Polen-Ungarn nur noch Fragmente von *Nanocyperion*-Gesellschaften erwartet werden können, indem alle guten Charakterarten der Assoziationen und des Verbandes diese Grenze nicht überschreiten (Fig. 2).

Während alle übrigen Assoziationen des Verbandes in ihrer vertikalen Verbreitung bei ca. 500—600 m Höhe Halt machen, geht das *Cyperetum* in den Alpentälern bis 1000 m.

1. Eleocharetum ovatae Hayek 1923

Synonyme

Eleocharetum ovato-atropurpureae Koch 1926
Elatine alsinastrum-Juncus tenageja-Assoziation Libbert 1932
Cyperetum Micheliani Horvatić 1931 [1])
Gesellschaft des nackten Teichschlammes Uhlig 1931
Teichbodengesellschaft Kreh 1929 u. a.

Die oft anzutreffende Durchdringung von *Eleocharetum ovatae* und *Bidentetum tripartiti* hat zur Folge, dass diese beiden Assoziationen bisweilen nicht getrennt wurden, wodurch gemischte Listen entstanden sind, so z. B. diejenigen der «*Association à Bidens tripartitus* (et *Brassica nigra)*» von Allorge (1922, p. 114), Gaume (1924, p. 69) und Allorge et Gaume (1925, p. 17).

Ebenfalls ein Assoziationsgemisch, und zwar von *Eleocharetum ovatae* mit *Eleocharetum acicularis*, stellen die Listen von Malcuit (1929, p. 52: *Assoc. à Litorella uniflora et Eleocharis acicularis*) und von Steffen (1931, p. 297: *Cyperus*-Assoziation) dar.

Floristische Charakteristik

Trotz dem grossen floristischen Interesse, das diese Teichbodengesellschaft infolge der Seltenheit aller ihrer Charakterarten bietet, ist sie den meisten Botanikern und Floristen nur aus der Literatur bekannt. Sie zeichnet sich aber nicht nur durch grosse Seltenheit und extrem disjunkte Verbreitung, sondern auch durch aussergewöhnliche Unbeständigkeit im örtlichen und zeitlichen Auftreten aus. Ihre Standorte — nackte, schlammige Böden austrocknender Teiche — entstehen in neuerer Zeit fast ausschliesslich künstlich durch Ablassen von Fischteichen, während die natürlichen in Mitteleuropa zu den grossen Seltenheiten gehören infolge der intensiven Kultur des Menschen, der durch Entwässerung und Kanalisierung so manches Kleinod der Natur dem Untergange geweiht

[1]) *Cyperus Michelianus* kommt auch in den *Eleochareten* Frankreichs und der Südschweiz vor und ist nicht auf Böhmen und Südosteuropa beschränkt. *Heleochloe (Crypsis) explicata* ist mir dagegen nur aus dem *Eleocharetum* von Horvatić bekannt. Diese einzige neu hinzutretende Charakterart dürfte aber höchstens die Aufstellung einer neuen Subassoziation rechtfertigen.

hat. Fragmentarisch tritt diese Gesellschaft auch an Flussufern und schlammigen Uferstreifen noch heute an natürlichen, vom Menschen mehr oder weniger unberührten Standorten auf, so z. B. in Böhmen (Domin 1906, p. 40) und in Zentralfrankreich an den Ufern der Loire (Allorge 1922, p. 116).

Das *Eleocharetum ovatae* ist infolge seines extremen Standortes wohl die in floristisch-soziologischer Hinsicht am schärfsten abgegrenzte Assoziation des *Nanocyperion*-Verbandes. Seine Vegetationsdauer erstreckt sich nur über 2 (bis 3) Monate. Es ist daher einleuchtend, dass die Artenauslese äusserst streng ist, und dass nur die standortsfestesten Arten sich zu halten vermögen. Die Charakterarten des *Eleocharetum ovatae* können darum trotz der niedrigeren Organisationshöhe der Assoziation als klassische Beispiele höchster Gesellschaftstreue gelten (s. Abb. 3).

Die vollständige charakteristische Artenkombination dieser Teichbodengesellschaft ist folgende (Synthese der Listen von Domin, Hayek, Horvatić, Klika, Koch, Kreh, Libbert, Uhlig und eigener Beobachtungen):

Assoziations-Charakterarten

T [1])	Eleocharis ovata (et var. Heuseri)	T	Bulliarda (Crassula) aquatica
T	Eleocharis atropurpurea	T	Lindernia pyxidaria
T	Cyperus Michelianus	Ch	Pilularia globulifera
T	Carex cyperoides	Ch	Marsilia quadrifolia
T	Schoenoplectus (Scirpus) supinus		Moose
		T	Physcomitrella patens
T	Coleanthus subtilis	T	Physcomitrium sphaericum
T	Elatine triandra f. terr.	T	Riccia Hübeneriana
T	Elatine hexandra f. terr.	T	Riccia crystallina
T	Elatine alsinastrum f. terr.	T	Pleuridium nitidum
T	Elatine hydropiper f. terr.	T	Riella Reuteri

Verbands-Charakterarten

T	Gnaphalium uliginosum	T	Hypericum humifusum
T (H)	Plantago intermedia	T	Panicum ischaemum
T	Gypsophila muralis	T	Potentilla supina
T	Limosella aquatica		Moose
T	Peplis portula	T	Riccia glauca
T	Isolepis setacea	T	Archidium phascoides
T	Cyperus fuscus	T	Fossombronia Wondraczeki

[1]) s. Fussnote p. 32.

Ordnungs-Charakterarten

T	Juncus bufonius	T	Myosurus minimus (s. s.)
T	Juncus tenageja		Moose
T	Lythrum hyssopifolia	T	Riccia sorocarpa
T (H)	Mentha pulegium		

Differenzialarten und Begleiter

T	Bidens tripartitus f. pum. diff. [2]	H	Juncus bulbosus (J. supinus)
		H	Ranunculus flammula
T	Bidens cernuus f. radiatus diff.	T (H)	Veronica scutellata
		H	Alisma plantago aq. f. terr.
T	Bidens radiatus Thuill. diff.	T	Polygonum hydropiper
T	Chenopodium rubrum f. humile diff.	T	Roripa islandica
		T	Spergularia rubra
T	Callitriche sp. pl. f. terr. diff.		Kryptogamen
		T	Riccia fluitans f. terr. diff.
G	Litorella uniflora diff.	T	Oscillaria- u. Vaucheria-Arten
H	Eleocharis acicularis		

Eine merkwürdige Eigenschaft, welche alle Assoziations-Charakterarten des *Eleocharetum ovatae* gemeinsam haben, ist ihre grosse Seltenheit und ihr sporadisches Auftreten, demzufolge sie auf weite Strecken oder durch Jahre hindurch fehlen und dann wieder an gewissen Oertlichkeiten oder in gewissen Jahren plötzlich in solchen Massen auftreten, dass die Gefahr des Ausrottens auch bei massenhaftem Pflücken nicht besteht. Es sei nur an das extreme Beispiel von *Coleanthus subtilis* erinnert: Das Scheidenblütgras kommt vor in Südnorwegen, Westfrankreich (1863 aufgetaucht), Sachsen, Schlesien, Böhmen, Mähren, Niederösterreich, in Südtirol 1852 vorübergehend; ferner in Ostasien (Amur) und Nordamerika (Oregon). Tritt es irgendwo auf, so ist es gleich in grossen Mengen da, verschwindet oft 10—20 Jahre, um dann plötzlich wieder in solchen Mengen aufzutreten, dass alles übrige erdrückt wird (Uhlig, 1934, p. 31). Diese Unbeständigkeit und das sporadische Auftreten sind typisch für alle oben genannten Arten, vielleicht mit gewisser Einschränkung für die mehrjährigen Wasserfarne, *Pilularia* und *Marsilia*, die auch unter Wasser vegetieren können. Ihre Räschen werden ähnlich denen von *Eleocharis acicularis* oder *Litorella uniflora* infolge Verwechslung mit Gramineen sehr leicht übersehen.

[1]) T = Therophyten, H = Hemikryptophyten, Ch = Chamaephyten, G = Geophyten. Erklärung vergl. Braun-Blanquet 1928, p. 249.

[2]) diff. = differenziell gegenüber den andern Nanocyperion-Assoziationen.

Typus und Faziesbildungen

Der *Typus* der Gesellschaftsausbildung zeichnet sich in erster Linie durch das Vorhandensein vieler Charakterarten aus, wobei meist *Eleocharis ovata*, *Juncus tenageja* oder *Lindernia pyxidaria* den Aspekt beherrschen. Die Homogenität des Bestandes ist ein weiterer charakteristischer Zug der typischen Gesellschaftsausbildung, während sich die Faziesausbildungen stets durch Ueberdispersität einzelner Arten auszeichnen. — Sämtliche Verbands- und Ordnungs-Charakterarten ziehen die typische Ausbildung der Assoziation deutlich vor, vielleicht mit Ausnahme von *Peplis portula* und den *Elatine*-Arten, die eine zeitweise Ueberschwemmung während der Vegetationsperiode gut ertragen, und deshalb auf extrem feuchtem Boden oft faziesbildend auftreten. *Limosella*, *Juncus tenageja* und *bufonius*, *Gnaphalium uliginosum* und *Plantago intermedia* fehlen nur wenigen Einzelbeständen, während die übrigen Charakterarten der höheren Einheiten geringere Stetigkeit aufweisen.

Die Begleiter der Teichbodengesellschaft lassen sich ihren Standortsansprüchen nach in drei Gruppen gliedern: 1. Wasserpflanzen, die beim Absinken des Wasserstandes in Landformen weiterwachsen (*Callitriche*-Arten, *Ranunculus aquatilis*, *Polygonum amphibium*, *Riccia fluitans* etc.); 2. Arten der Uferflora, die durch Ausläufer auf den nackten Teichboden vorrücken (*Carex*-Arten, *Glyceria fluitans*, *Alopecurus aequalis*, *Veronica scutellata*, *Scutellaria galericulata* etc.); 3. Konstituenten des *Bidentetum tripartiti*, das sich bei längerem Trockenliegen entwickelt (*Polygonum*-, *Chenopodium*-, *Bidens*- und *Rumex*-Arten etc.). Alle diese Begleiter kommen trotz ihrem regelmässigen Auftreten im Aspekt der typischen Gesellschaftsbildung nicht zur Geltung. Sie stehen weit in Minderzahl gegenüber den riesigen Individuenmengen der Charakterarten.

Kryptogamen kommen bisweilen reichlich vor, sind aber für Feuchtigkeitsschwankungen des Bodens wesentlich empfindlicher als die Phanerogamen. Indem die Bodenschicht, d. h. die Moose und Algen, dem Substrat dicht anliegen, machen sie dessen Temperatur- und Feuchtigkeitsschwankungen unmittelbar mit, vermögen sich also nur in denjenigen Ausbildungen zu halten, deren Boden im Laufe der Vegetationsperiode keine Austrocknung erleidet; dem-

gegenüber erträgt die Krautschicht kürzere Trockenperioden sehr wohl, ja diese sind für die zweckmässige Darbietung und Verbreitung der Samen für viele Arten sogar notwendig. Laubmoose sind stets selten und meist nur in ihren Protonemen vorhanden, während von den Lebermoosen besonders *Riccia*-Arten oft riesige Teppiche bilden und faziesbildend auftreten können.

Je nach der Dauer der Trockenlegung des Standortes kommen verschiedene *Fazies* zustande. Die bisweilen nur 1—1½ Monate über Wasser geratende Ausbildung wird beherrscht von *Eleocharis acicularis*, einer Art, weche zusammenhängende Rasen von 50 und noch mehr m² bildet. Sie weist *Pilularia globulifera* und *Elatine alsinastrum* als Differenzialarten auf, wobei *Pilularia* häufig die von *Eleocharis acicularis* freigelassenen Flächen besiedelt. *Eleocharis ovata* und *Schoenoplectus supinus* sind nur vereinzelt und meist in verminderter Vitalität in dieser vielleicht als Subassoziation zu bewertenden Ausbildung vorhanden, während alle übrigen Charakterarten fehlen. Von den Verbands-Charakterarten sind *Peplis portula* und *Gnaphalium uliginosum* am häufigsten. Diese Ausbildung vermag sehr wohl zeitweilige Ueberschwemmung während der Vegetationsperiode zu ertragen, ja diese ist sogar notwendig für die Erhaltung dieser Ausbildung. Die Begleiter rekrutieren sich fast ausschliesslich aus Arten derjenigen flottierenden Wasserpflanzen, welche amphibisch weiterzuleben vermögen (Gruppe 1 der Begleiter des Typus). Als hemikryptophytenreiche Ausbildung weist sie gewisse Beziehungen zum *Litorellion*-Verband auf, muss aber dem *Nanocyperion*, speziell dem *Eleocharetum ovatae* und nicht dem *Eleocharetum acicularis* des *Litorellion* angegliedert werden, weil sie mehrere Charakterarten des *Nanocyperion*, wie *Juncus bufonius*, *Gnaphalium uliginosum* und *Peplis portula* enthält. Das *Eleocharetum acicularis* besiedelt zudem nicht schlammig-schlickigen, sondern kiesig-sandigen Boden (Baumann, 1911, p. 252 ff. und Koch, 1926, p. 31 f.).

Eine der vorigen ökologisch sehr ähnliche Fazies ist diejenige mit dominierender *Elatine triandra*, welche vielfach mit der selteneren *E. hexandra* untermischt ist. Auch in dieser Fazies sind wiederum *Gnaphalium uliginosum* und *Peplis portula* regelmässig anwesend, *Eleocharis ovata* ist dagegen nur vereinzelt anzutreffen. Die durch die *Elatine*-Arten rötlich-rotbraun gefärbten Teichufer

sind schon von weitem zu erkennen. Diese Fazies stellt sowohl ökologisch-floristisch als auch rein physiognomisch eine reizende Parallele zu dem mediterranen *Elatinetum macropodae* des *Isoëtion*-Verbandes dar. Ihre Standorte sind stets flache, breite Uferstreifen, deren wasserwärts gelegene Teile auch beim leisesten Wellenschlag meterweit überflutet werden, was das Dominieren einer oder weniger Arten, also die strukturell einseitige Gesellschaftsausbildung nicht nur ermöglicht, sondern direkt bedingt.

Die beiden genannten Fazies sind der typischen Ausbildung des *Eleocharetum ovatae* gegenüber deutlich verarmt. Die sehr grosse Feuchtigkeit und äusserst kurze Vegetationsdauer, vor allem die Ueberflutung des Standortes während der Vegetationsperiode, haben nicht nur das Dominieren der bestangepassten Arten zur Folge, sondern auch eine erhebliche Verarmung der ganzen Gesellschaft. *Peplis portula* kann an solchen Orten dominierend werden, ist dann aber stets mit einer der beiden genannten Fazies vergesellschaftet und vermengt. — Ferner gibt Libbert (1932, p. 23) eine Fazies mit dominierender *Elatine alsinastrum* an, die sich ebenfalls infolge langandauernder Ueberflutung des Standortes ausgebildet hat.

Soziologische Struktur

Wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, ist die Verteilung der einzelnen Lebensformen im Spektrum sehr einseitig, indem bei der typischen Gesellschaftsausbildung die Therophytenzahl zwischen 90 und 95 % schwankt. Die Organisationshöhe ist also äusserst gering. Manche Autoren sprechen geradezu von Solitärpflanzen (Schmid 1923, p. 9 f.). Dass dies hier aber nicht mit Recht geschieht, zeigen die zahlreichen gemeinsamen Anpassungen an die extremen Standortsbedingungen, die ohne Zweifel von Gemeinschaftswert sind (s. auch Koch 1926, p. 21). Alle Arten der Teichbodengesellschaft zeigen in der Besiedlung des frei werdenden Teichbodens eine völlige Unabhängigkeit vom Ufer, wohl aber eine deutliche Abhängigkeit vom Rand des zurückweichenden Wassers. Die Charakterarten verlangen eine dicke Schlammdecke als Besiedlungsort, reiner Sand vermag keinen Bestand des *Eleocharetum ovatae* zu tragen. Ferner besitzen alle dieselbe Lebens- und Sprossform und vermögen so den extremen Standortsbedingungen zum Trotz sich zu vermehren. —

Dies alles sind offensichtlich Merkmale von synthetischem Wert, die es mehr als gerechtfertigt erscheinen lassen, von einer Assoziation und nicht einfach von Solitärpflanzen zu sprechen. Die gegenseitigen Beziehungen der Einzelpflanzen sind gering, Kampf um Raum und Licht entsteht oft nur durch zufällige Häufung. Der niedrige Soziabilitätsgrad der einzelnen Arten verstärkt allerdings noch den Eindruck, als ob es sich um Solitärpflanzen handle, indem Ausläufer oder sonstige vegetative Vermehrung sehr selten sind, die Individuen also stets einzeln und nicht etwa gruppenweise gehäuft erscheinen. Nur *Limosella*, *Peplis portula* und *Juncus bulbosus* treiben kurze Ausläufer, die aber bezeichnenderweise auch fertil sind.

Die Sprossbildung ist äusserst einheitlich. Stets entspringt eine grössere Zahl fertiler und steriler Sprosse dem Wuzelschopf; bald sind sie steif aufrecht, bald liegen sie dem Boden dicht an. Die Grösse der Einzelpflanzen schwankt zwischen ½ und 10 cm, ist also äusserst gering.

Beide Schichten des *Eleocharetum ovatae*, die aus Moosen und Algen gebildete Bodenschicht und die aus Blütenpflanzen bestehende Krautschicht, treten stets zusammen auf und sind eng miteinander verbunden. Eine Trennung nach der Höhe ist infolge der Kleinheit der Phanerogamen bisweilen kaum möglich. 85 % aller «Leitarten» der «Formation des nackten Teichbodens» Domins (1904, p. 336) übersteigen die Höhe von 5 cm nicht! Durch die strenge Abhängigkeit vom Wasserstand, vor allem aber zufolge der kurzen Vegetationsdauer sind grosse Pflanzengestalten von vornherein ausgeschlossen, alles Leben muss sich in Bodennähe abwikkeln, jedes Individuum muss so schnell als möglich zur Samenproduktion schreiten ohne grosse Materialverschwendung und grossen Zeitverlust. — Ein Vergleich mit der Schneetälchenflora, die ebenfalls extreme Lebensbedingungen und kurze Vegetationsdauer aufweist, liegt nahe. Ausserordentlich kleine, zierliche Pflänzchen, ohne grosse Entfaltung der vegetativen Organe, aber reiche Samenproduktion sind hier wie dort das hervorstechendste Merkmal dieser an extremste Verhältnisse angepassten Miniaturassoziationen.

Parallel mit der Kleinheit der Arten geht die geringe Grösse des zur Entwicklung der charakteristischen Artenkombination notwendigen Raumes. Der Minimalraum des *Eleocharetum ovatae* beträgt bei normaler Ausbildung des Typus kaum 1 m² (s. Fig. 1). Bei der

Kleinheit der Pflanzen ergibt sich daraus die ungeheure Individuenzahl der häufigeren Arten auf ausgedehnten Teichflächen, wo Einzelbestände 500, 1000 und mehr Quadratmeter bedecken können (s. auch K r e h 1929, p. 179).

Die Dichte wechselt äusserst stark, und zwar weniger in ein und demselben Einzelbestand als vielmehr von Standort zu Standort und ganz besonders von Jahr zu Jahr. So lassen die stark wechselnden Feuchtigkeitsverhältnisse in einem Jahr eine bestimmte Art zum Dominieren gelangen, so dass ein fast geschlossener Vegetationsteppich die vorher nackten Schlammflächen der Teiche bedeckt, während in trockeneren Jahren sonst dominierende Arten ganz unterdrückt sein können und der Bestand nur äusserst locker ausgebildet ist (s. auch L i b b e r t 1932, p. 23). Die Bedeckung wechselt von 1/10 bis 9/10.

Periodizität

Die alljährlichen Schwankungen des Wasserstandes von Teichen und Seen sind abhängig vom jeweiligen Gang der Temperatur und der Niederschläge und bedingen die zeitlich scharf begrenzte Vegetationsperiode der Teichbodengesellschaft. In Jahren mit normalem Witterungsverlauf werden die Schlammflächen der Teiche erst Ende August zur Besiedlung freigegeben, dann aber erfolgt die Besitzergreifung des Neulandes mit verblüffender Schnelligkeit. Schon nach einem Monat blühen die ersten Pflänzchen auf und nach einem weiteren Monat hat der weitaus grösste Teil der Individuen die Samen ausgereift und dargeboten. Knapp 2 Monate dauert also die Vegetationsperiode des *Eleocharetum ovatae*. Die strenge Periodizität ist somit ausschliesslich durch den Rhythmus der Wasserstandsschwankungen bedingt. Dies zeigt sich sehr deutlich in den trokkenen Jahren, in denen die Teichflächen schon im Juni oder Juli über Wasser zu liegen kommen, also schon 2 Monate früher der Besiedlung zugänglich sind. So konnten am 7. August 1934 an mehreren Teichen in der Dombes bei Lyon Bestände des *Eleocharetum ovatae* in vollster Entfaltung angetroffen werden, während diese in feuchteren Jahren erst Ende September oder anfangs Oktober eintritt (nach mündl. Mitt. von Frl. M.-A. B e a u v e r i e).

Infolge der kurzen Vegetationsperiode ist meist nur ein einziger Aspekt ausgebildet, indem alle Arten zur gleichen Zeit blü-

hen und fruchten. Hie und da kann allerdings ein erster Aspekt mit *Riccia glauca* und den übrigen Kryptogamen und ein zweiter mit den Phanerogamen unterschieden werden. Obwohl die beiden Aspekte zeitlich kaum 2 Wochen auseinander liegen, sind sie trotzdem scharf gegeneinander abzugrenzen. Der *Riccia*-Aspekt bildet sich vermutlich bei sehr langsamer Austrocknung oder nochmaliger Ueberflutung des Standortes nach bereits eingetretener Keimung der Individuen der Teichbodenflora aus.

Oekologie

Die Teichböden und -ufer, die Standorte des *Eleocharetum ovatae*, sind wasserundurchlässig. Reiner Sandboden fällt nicht nur als Teichgrund ausser Betracht, sondern auch als Besiedlungsort der in Frage stehenden Assoziation, weil Sandböden viel zu rasch austrocknen (s. auch Kreh 1929, p. 185). Meist sind es Lehme diluvialen Ursprungs (Glazial- oder Lösslehm), welche die wasserundurchlässige Schicht bilden. Darüber liegt stets eine mehrere Centimeter dicke Schlammschicht, die sich vielfach als Ganzes abheben lässt. Sie ist naturgemäss sehr stickstoffreich, verhindert in hohem Masse die Verdunstung und stellt ein vorzügliches Keimbeet für die zarten Pflänzchen der Teichbodengesellschaft dar. Fehlt diese Schlammschicht oder ist sie nur schwach ausgebildet, so entwickelt sich das *Eleocharetum* nur fragmentarisch. Die Schlammschicht ist also für die normale Entwicklung der Gesellschaft unumgänglich nötig.

Dauernde, gleichmässige Befeuchtung des Bodens ist notwendig, mindestens während der Dauer der Keimung und des ersten Wachstums. Dies wird gewährleistet einmal durch die grosse Wasserkapazität des Bodens (50—57 %), ferner durch die Wassernähe des Standortes, welche durch die geringe relative Höhe über dem Wasserspiegel und geringe horizontale Entfernung vom Rand der zurückweichenden Wasserfläche bedingt ist, sowie dadurch, dass nur flache, schwach geneigte Uferflächen besiedelt werden, so dass auch bei 20—40 m Entfernung vom Wasserrand sich nicht mehr als eine Höhe von ca. 50 cm über dem Wasserspiegel ergibt. Steilere Hänge können nur in unmittelbarer Wassernähe besiedelt werden. Bei mehr als 5 Grad Neigung tritt rasch Verarmung ein und

über 8—10 Grad ist eine Besiedlung ausgeschlossen. An solchen Orten tritt als Erstansiedler das *Bidentetum* auf.

Trockenperioden beschleunigen die Entfaltung sichtlich. Wird die Trockenheit zu gross, so leidet zuerst die Bodenschicht: die Moose und Algen vertrocknen und sterben ab; nur *Riccia glauca* vermag die Trockenheit ebensogut auszuhalten wie die Krautschicht.

Boden. Der schlickigen Struktur des Bodens entsprechend ist dessen Luftgehalt stets gering, ebenfalls die damit zusammenhängende Differenz zwischen Wasserkapazität und Wassergehalt, die während der Entwicklungszeit des *Eleocharetum ovatae* kaum mehr als 5 % beträgt. Folgende Proben stammen von Teichböden des Sundgaus (Dammerkirch-Delle).

Tabelle 2

Eleocharetum ovatae: Luft- und Wasserverhältnisse des Bodens

Fazies	Datum	Luft-gehalt	Luft-kapa-zität	Wasser-gehalt	Wasser-kapa-zität	feste Bestand-teile	WK-WG
Typus . . .	30. 9. 34	4,5	2,2	45,8	48,1	49,7	2,3
	—	4,4	1,0	47,2	50,6	48,4	3,4
Elecch. acic.-Fazies . . .	11. 10. 35	5,2	1,6	53,3	57,0	41,5	3,7
	—	5,8	2,4	52,2	55,6	42,0	3,6
Litorella unifl.-Fazies . . .	11. 10. 35	6,2	2,2	46,5	50,5	47,3	4,0
	—	6,7	2,8	41,4	45,3	52,0	3,6

Die Böden der verschiedenen Fazies weisen charakteristische Unterschiede im Luftgehalt auf, gemäss der mehr oder weniger tiefgreifenden Bodenbeeinflussung durch die herrschende Pflanzenart (Tab. 2). Die Wurzeln der kurzlebigen und fast durchwegs therophytischen Pflänzchen des Typus dringen kaum 1—2 cm tief in den Boden, dessen Luftgehalt im Mittel 4,4 % beträgt. Etwas stärker vermag die hemikryptophytische *Eleocharis acicularis* die Bodenstruktur zu beeinflussen; der Luftgehalt des Bodens der *Eleocharis acicularis*-Fazies beträgt im Mittel 5,5 %. Der Boden der *Litorella uniflora*-Fazies endlich enthält im Mittel 6,5 % Luft, indem die Wurzeln der geophytischen *Litorella* bis zu 6 cm Tiefe reichen, und sich diese Fazies zudem auf etwas grobkörnigerem Boden entwickelt als die übrigen Fazies und als der Typus.

Bodenprofil. Das Bodenprofil sowohl der typischen als auch aller faziellen Ausbildungen ist stets ein ausgesprochenes Gleyprofil. Dem Bodenprofil des Typus fehlen jegliche biogene Schichten (die aufgelagerte Schlammschicht ist geogen). Es ist ein eigentliches Anfangsprofil. Die Gleybildungen sind von einer unglaublichen Intensität und erreichen ihre extremste Form. Etwas abgeschwächt finden sie sich in den Böden aller Fazies. — Erwähnung verdient noch das Profil der extremsten Ausbildung der *Litorella uniflora*-Fazies, in deren Beständen die *Litorella* den Boden völlig deckt und auf Flächen von 20 m² kaum fünf Individuen anderer Arten (wie *Bidens tripartitus*, *Gnaphalium uliginosum* oder *Eleocharis acicularis)* zu finden sind (gegenüber den ca. 20—30 000 *Litorella*-Plänzchen auf der genannten Fläche !). In dieser extremen Ausbildung der *Litorella-Fazies* ist stets ein ca. 2 cm mächtiger A-Horizont mit deutlicher Humusanreicherung zu erkennen. Diese Ausbildung stellt ein Bindeglied dar zwischen *Nanocyperion (Eleocharetum ovatae)* und *Litorellion (Eleocharetum acicularis = Litorelletum)*, muss aber ihrer Oekologie (Bodenstruktur, pH) und der floristischen Ausbildung der strukturell weniger extrem ausgebildeten Bestände zufolge dem *Nanocyperion* zugerechnet werden.

Die pH-Werte der Böden des *Eleocharetum ovatae* schwanken zwischen 4,8 und 5,5.

Das *Eleocharetum ovatae* ist extrem lichtbedürftig; Beschattung führt schnell zu Verarmung. Ist der besiedelte Teich von Wald umsäumt, so wird die Schattenseite erst in 40—50 m Entfernung vom Ufer besiedelt, oder die Ansiedlung beschränkt sich ausschliesslich auf die Sonnenseite. — Bisweilen werden *Eleocharetum*-Bestände schon im zweiten Monat der Entwicklung von Elementen des *Bidentetum* überwuchert. Die grossen *Bidens*- und *Polygonum*-Individuen beschatten sehr bald die zarten winzigen Pflänzchen der Bodenschicht, was ein vorzeitiges Ende der Entwicklung des *Eleocharetum ovatae* zur Folge hat.

Krehs (1929, p. 186) und Libberts (1932, p. 23) Beobachtungen zeigen, dass die Gesellschaft nichts weniger als wärmebedürftig ist, indem in der Neumark blühende Exemplare von *Limosella* und *Schoenoplectus supinus* noch am 12. Oktober 1931, und *Gnaphalium uliginosum* und *Limosella* an den Stuttgarter Wildpark-

seen noch am 21. November 1928 blühend vorgefunden wurden, obwohl auf den benachbarten Pfützen um 2 Uhr mittags noch eine Eisdecke lag. — Ferner spricht für das geringe Wärmebedürfnis die Tatsache, dass sich die ganze Gesellschaft ohne bemerkenswerte Veränderungen auch erst um die Wende September/Oktober entwikkelt, wenn der Standort entsprechend spät im Jahr zur Besiedlung freigegeben wird.

Verbreitungsbiologisches

Die innige Verbindung zwischen dem zur Fruchtzeit ausgetrockneten Standort und der unmittelbaren Wassernähe, die Möglichkeit sowohl der Ueberflutung als extremer Austrocknung der Ufer und Flächen der Teiche spiegelt sich sehr schön in der Verbreitungsbiologie der Gesellschaft wieder. Es ist bezeichnend, dass bei der Darbietung und Ausstreuung der Verbreitungseinheiten der Charakterarten des *Eleocharetum ovatae* xerophile und hygrophile Anpassungen nebeneinander vorkommen. Auf der einen Seite findet sich Xerochasie *(Gnaphalium uliginosum, Gypsophila muralis)*, auf der andern Seite Anpassung an hygrochastische Verbreitungsweise (bei *Lindernia, Limosella, Veronica scutellata)*, während die Kleinheit der Samen eher auf Windverbreitung hindeutet (1 Same von *Limosella aquatica* wiegt 0,018 mg, von *Lindernia pyxidaria* nur 0,0044 mg). In der Tat werden die winzigen Samen sehr oft durch den Wind verbreitet, da die Kapseln sich auch bei trockenem Wetter leicht, bei Benetzung aber sehr stark öffnen. Endlich kommt noch direkte Anpassung an den Wassertransport vor, z. B. bei *Carex cyperoides*, deren Samen 20—40 Tage und noch länger auf dem Wasser zu schwimmen vermögen.

Die epizoische Verbreitungsweise durch Wasservögel spielt beim *Eleocharetum ovatae* ohne Zweifel eine grosse Rolle, ist aber nur schwer zu belegen. Kerner von Marilaun (1898, p. 621) gibt eine Liste von Arten, deren Samen mit Schlamm an Füssen oder am Gefieder von Wasservögeln angeklebt vorgefunden wurden. Es ist bezeichnend, dass mehr als die Hälfte der von ihm aufgezeichneten Arten dem *Nanocyperion*, speziell dem *Eleocharetum ovatae* angehören, so *Centunculus minimus, Limosella aquatica* und *Lindernia pyxidaria, Elatine hydropiper, Eleocharis acicularis Isolepis setacea, Centaurium pulchellum, Juncus bufonius, Cyperus fuscus* und

flavescens, *Juncus compressus* und *articulatus*. Im Zusammenhang mit der epizoischen Verbreitung von Samen durch Vögel macht Kerner (l. c.) auf das sporadische Auftreten und das plötzliche Erscheinen von *Coleanthus subtilis* im südlichen Böhmen und westlichen Frankreich aufmerksam. Im Jahre 1934 hat Uhlig im westsächsischen Hügellande die gleichen Beobachtungen gemacht.

Sukzession

Die vom Wasser freigegebenen Teile der schlammigen Teichböden werden mit unglaublicher Schnelligkeit vom *Eleocharetum ovatae* in Besitz genommen. Nach zwei Monaten ist die ganze Entwicklung abgeschlossen, der Standort ist gleichsam wieder nackt geworden und stellt darum besiedelbares Neuland dar. Zwischen den absterbenden Resten des *Eleocharetum* keimen *Bidentetum*-Arten auf und es vergeht kein Monat, so ist der ganze Standort von einem dichten Bestand des *Bidentetum tripartiti* überwachsen. In trockenen Jahren setzt die Ablösung durch das *Bidentetum* naturgemäss früher ein, und die Knöterich-Gesellschaft kann sich über weite Flächen ausbreiten und sich bis zu Ende entwickeln, was ihr in feuchten Jahren nur auf schmalen Uferstreifen gelingt. Die Zeitintervalle, in denen sich diese beiden Gesellschaften folgen, bleiben unabhängig von Mikroklima und edaphischen Faktoren, sie sind festgelegt durch die verschiedenen Keimungszeiten der Vertreter dieser beiden Gesellschaften. Aus dieser Tatsache ergibt sich an den Teichufern eine schöne Zonenbildung, indem landeinwärts vom *Eleocharetum ovatae* sich stets das *Bidentetum tripartiti* vorfindet. In dem Masse, als die *Nanocyperion*-Gesellschaft die vom zurückweichenden Wasser freiwerdenden Schlammflächen besiedelt, rückt vom Ufer her das *Bidentetum* vor und erdrückt langsam die bereits absterbende Teichbodengesellschaft noch vollends. Dass es sich bei dieser Ablösung weder um einen Sukzessionsschritt, noch um eine blosse Aspektfolge ein und derselben Gesellschaft handeln kann, ist bereits an anderer Stelle erläutert worden (p. 25). Wir müssen beide Gesellschaften, sowohl *Eleocharetum* als auch *Bidentetum* als Pionier-Gesellschaften betrachten. Die Sukzession setzt erst in dem Augenblick ein, wo sich eine Pflanzengesellschaft einstellt, die vorwiegend aus mehrjährigen Arten zusammengesetzt ist. Dies trifft in den folgenden Jahren zu. Bei aus-

bleibender Ueberflutung keimen sehr rasch allerlei Weiden (besonders *Salix alba*, *triandra* etc.) und Erlen auf, die in wenigen Jahren die mehrjährigen Krautpflanzen erdrücken und ein undurchdringliches Dickicht bilden. Klimaxwald kann sich auf diesen schlickigen Böden nicht einstellen, so dass der Erlen-Auenwald als edaphisch bedingte Dauergesellschaft den Standort behauptet.

Diese überaus rasche Folge der einzelnen Gesellschaften ist bezeichnend für die feuchten, nackten Standorte und muss als sekundäre Sukzessionsreihe bezeichnet werden.

Geographische Verbreitung

Die disjunkte Verbreitung, die allen *Nanocyperion*-Gesellschaften eigen ist, erreicht beim *Eleocharetum ovatae* ihr Extrem. Zwischen den einzelnen Beständen liegen vielfach Distanzen von 100 und noch mehr Kilometern, und doch zeichnen sich die Bestände über solch gewaltige Strecken in Bezug auf ihre floristische Zusammensetzung durch erstaunliche Gleichartigkeit aus, was ohne Zweifel auf zusammenhängendere, grössere Verbreitung schliessen lässt zu einer Zeit, wo noch bedeutend mehr Standorte der Besiedlung durch diese Teichbodengesellschaft offen standen. Für das Seltenerwerden des *Eleocharetum ovatae* ist aber nicht etwa eine Klimaschwankung verantwortlich zu machen, sondern neben der natürlichen Verlandung besonders auch der Eingriff des Menschen, der durch Entwässerung, Uferbauten und dergleichen die Besiedlungsmöglichkeiten vernichtet hat.

In der Schweiz gehören die vom *Eleocharetum ovatae* bevorzugten Standorte und damit auch die Gesellschaft selbst zu den grössten Seltenheiten. Die Uferpartien der grossen Seen sind meist sandig-kiesig und trocknen deshalb beim Ueberwassergeraten viel zu rasch aus; ihr pH ist zudem für die Besiedlung durch das *Eleocharetum* zu hoch. Ausgesprochen schlickige Stellen entbehren der unbedingt nötigen Schlammdecke, so dass nur kleine Teiche und Weiher als Fundstellen für diese Teichbodengesellschaft in Betracht kommen, Standorte, die in der intensiv kultivierten Schweiz so gut wie ganz fehlen. Die einzigen Standorte liegen im Tessin am Lago Maggiore im Maggia-Delta und bei Agno am Luganersee (Jaeggli 1922 und Koch 1934, p. 182—186). Die Fundstelle am Genfersee (Ufer bei Genthod in der Nähe von Genf), dem einzigen

Standort von *Riella Reuteri*, ist längst zerstört, und alle dort gefundenen *Eleocharetum*-Arten sind erloschen. *Riella* kam dort in Begleitung von *Eleocharis ovata*, *Limosella*, *Schoenoplectus supinus*, *Elatine hexandra*, *Riccia glauca*, *R. crystallina* und *Chara* vor (Notiz aus Müller 1906—1911, p. 321 in Rabenhorsts Kryptogamenflora). — Den schweizerischen Fundstellen fehlen einige der geschätzten Charakterarten, so z. B. die beiden Wasserfarne *Marsilia* und *Pilularia*, die früher in den kleinen, jetzt zerstörten Etangs bei Bonfol in der Ajoie (Berner Jura) vorkamen. Immerhin ist zu hoffen, dass sie sich im benachbarten, floristisch sehr reichen Gebiet des westlichen Sundgaus zwischen Belfort, Delle und Altkirch vorfinden. Bereits wurde *Pilularia* in einem Etang nordwestlich Valdieu in grösseren Mengen entdeckt, und es ist mit grösster Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass auch *Marsilia* im bezeichneten Gebiet noch zu finden ist. Hier entwickeln sich auch alljährlich zahlreiche gut ausgebildete Bestände des *Eleocharetum ovatae*, welche in den ungezählten kleinen Etangs, die zum Ausfischen periodisch abgelassen werden, günstige Siedlungsstätten vorfinden.

Der Säckinger See im südlichen Schwarzwald, der noch vor wenigen Jahren einen wunderbaren Bestand dieser seltenen Gesellschaft beherbergte (s. Rikli 1899, p. 13 ff., und Koch 1926, p. 23), ist durch ein Strandbad seines kostbaren Kleinods fast völlig beraubt worden.

Die schönsten und ausgedehntesten Bestände sind in den Fischteichen der Dombes nördlich Lyon zu finden, welche Gegend noch bis heute ein ungeheures Reservoir seltener Pflanzen geblieben ist.

Die Hauptverbreitung geniesst das *Eleocharetum* in Zentraleuropa, ist aber auch im atlantischen Westen noch anzutreffen, so z. B. an den Ufern der Loire (s. Allorge 1922, p. 116) und in der Sologne (Allorge et Gaume 1925, p. 19). Weit verbreitet ist die Teichbodengesellschaft besonders in Sachsen, Schlesien, Böhmen, Steiermark, Mähren bis Kroatien und Slavonien (siehe Uhlig, Domin, Klika, Hayek, Horvatić u. a.), wo besonders die seltenen *Coleanthus subtilis* und *Cyperus Michelianus* dieser Gesellschaft eine besondere Note verleihen. Polen, Ungarn (und Rumänien) dürften wohl die östlichsten Ausläufer beherbergen.

Das *Eleocharetum ovatae* ist eine ausgesprochene Gesellschaft der Ebene und steigt im Hügelland von Westsachsen und Schlesien, und zwar schon deutlich verarmt, nur bis 800 m.

2. Centunculo-Anthoceretum punctati Koch 1926

Synonyme

Meist wurde diese *Nanocyperion*-Assoziation von der *Secalinion*-Gesellschaft bisher nicht getrennt, so z. B. in:

Scleranthus annuus-Assoziation [1]) bei Gaume 1924 a und b, 1925, 1926, 1927; Luquet 1926; Allorge et Gaume 1925; Malcuit 1929

Scleranthus annuus - Myosurus minimus - Assoziation Libbert 1930 [2]), bei Libbert 1930 und 1932; Tüxen 1931; Schwickerath 1933

Association à Scleranthus annuus, Arnoseris minima et (localement) Radiola linoides Chouard 1925

Moissons siliceuses à Chrysanthemum segetum et Myosurus minimus Allorge 1922

Floristische Charakteristik

Um diese Miniaturgesellschaft kennen zu lernen, müssen Gegenden mit lehmig-tonigem, kalkfreiem Boden aufgesucht werden, z. B. der Sundgau mit seiner Lösslehmdecke, Zentralfrankreich mit der «argile à meulière» auf den ausgedehnten Plateauflächen, die Dombes mit ihren Aeckern auf Löss- oder Glaziallehm usw. — Vergeblich aber sucht man die kleinen seltenen Charakterarten des *Centunculo-Anthoceretum* in den Getreidefeldern an den Hängen und Rändern dieser leicht welligen Hügelländer. Erst oben auf den

---

[1]) Die von Braun-Blanquet (1915, p. 224—229) aufgestellte und beschriebene *Scleranthus annuus-Assoziation* ist eine reine Secalinion-Gesellschaft. Der Name wurde später irrtümlicherweise auf das Gemisch von *Secalinion-* und *Nanocyperion*-Gesellschaft übertragen.

[2]) Libberts *Scleranthus annuus - Myosurus minimus - Assoziation* weist nur sehr wenige *Nanocyperion*-Arten auf (*Myosurus minimus, Plantago intermedia, Gnaphalium uliginosum*) und ist deshalb eine fast reine *Secalinion*-Gesellschaft. Die Ausbildungen des *Centunculo-Anthoceretum* auf den Stoppeläckern ist von den betreffenden Autoren als zum *Nanocyperion* gehörig erkannt worden.

Flächen, und hier nur in den muldenförmigen Vertiefungen zwischen zwei Hügeln, wird man sie antreffen. Dort aber findet man diese sonst so seltenen Pflänzchen in geradezu erstaunlicher Menge beisammen. Der seltene *Juncus capitatus* ist so häufig wie der gemeine *Juncus bufonius; Veronica acinifolia* bedeckt im Frühling grosse Flächen; *Alsine segetalis, Sagina apetala* und *ciliata* sind im Sommer mancherorts so häufig, als ob sie ausgesät worden wären, und die zahlreichen seltenen Lebermoose wie *Anthoceros, Fossombronia* und *Riccia* decken den Boden der Stoppelfelder oft fast völlig. — Der Bauer weiss genau, dass er in diesen Aeckern, besonders in feuchten Jahrgängen, weit weniger Getreide ernten kann als auf den geneigten Aeckern der Hänge; er weiss aber auch, dass in diesen Muldenäckern nie ein Ueberhandnehmen der ihm verhassten grossen Getreideunkräuter wie Mohn, Senf, Kornblumen oder Wicken zu befürchten ist wie auf den viel trockeneren Getreidefeldern der Hänge.

Solche Plateauflächen mit einer oft bis 10 m mächtigen Lössdecke, die oberflächlich entkalkt und stark verlehmt ist, bietet das der Schweiz benachbarte Sundgauer Hügelland und mit ihm sein östlichster, auf Schweizer Boden liegender Ausläufer, das Bruderholz, südlich von Basel. Hier entwickelt sich diese subatlantische Gesellschaft noch einmal mit fast allen ihren Charakterarten und bereichert so die Schweizerflora durch *Alsine segetalis, Myosurus minimus* und etliche andere sonst sehr seltene Arten.

Das *Centunculo-Anthoceretum* blieb als Gesellschaft des *Nanocyperion-Verbandes* am längsten verkannt. Dabei war nicht etwa die Kleinheit der Individuen, die ja diese Gesellschaft mit den übrigen des Verbandes gemeinsam hat, der Grund dafür, dass sie übersehen wurde; vielmehr ist in erster Linie die Mischung und Durchdringung dieser *Nanocyperion*-Assoziation mit Beständen von Getreide- und Hackfruchtkultur-Gesellschaften dafür verantwortlich zu machen. Denn dadurch wurde das eindeutige Herausschälen der Assoziation und das Erkennen ihrer floristisch-systematischen und soziologischen Beziehungen und Verwandtschaftsverhältnisse so lange verzögert, bis auch einige nahverwandte Gesellschaften bekannt und studiert worden waren.

In den trockeneren Gegenden verarmt das *Centunculo-Anthoceretum* und ist in seiner guten Ausbildung streng auf die feuchten

Gräben, Furchen und Vertiefungen der Getreideäcker beschränkt. Die Trennung von *Secalinion* und *Nanocyperion* ist darum dort leicht und gut durchführbar. Es ist bezeichnend, dass diese *Nanocyperion*-Gesellschaft bisher erst in denjenigen Gebieten klar erkannt worden ist, in denen nur verarmte Ausbildungen vorkommen, resp. in denen die Mischung mit der Getreidebegleitgesellschaft nur sehr schwach ist (s. auch p. 57). Je mehr wir uns aber dem atlantischen Gebiete nähern, je feuchter das Klima wird, desto inniger die Mischung und die Durchdringung der beiden Assoziationen. Denn dort vermag das feuchtigkeitsbedürftige *Centunculo-Anthoceretum* nicht nur in den Gräben, sondern auch auf den Ackerflächen sich ganz zu entfalten und zu Ende zu entwickeln, eine Tatsache, welche die gemischten Listen der *«moissons siliceuses»* der meisten französischen Autoren (Allorge, Gaume, Chouard, Malcuit) erklären mag, weil diese eben nur die sehr komplexen Verhältnisse ihres atlantischen Gebietes kannten.

Als Erster beschrieb W. Koch (1926, p. 23 f.) diese Gesellschaft floristisch-biologisch und erkannte auch ihre systematische Stellung. Obwohl Koch nur verarmte Ausbildungen des Schweizer Mittellandes und des untern Hochrheintales untersucht hatte, hat er die Assoziation in den wichtigsten Punkten gut individualisiert und abgegrenzt. Er ging von den Ausbildungen auf den Stoppeläckern aus und trennte dadurch die verschiedenen Entwicklungszyklen klar von Getreidebegleitgesellschaft und *Nanocyperion*-Assoziation.

Infolge der Einbeziehung vollentwickelter Bestände im Sundgauer Hügelland und der zahlreichen Literaturangaben über das atlantische Frankreich wurden in der Gruppe der Charakterarten einige Aenderungen notwendig. In Mitteleuropa, d. h. innerhalb des Verbreitungsareals des *Centunculo-Anthoceretum*, kommen folgende Arten ausschliesslich in dieser Assoziation vor, und sind somit deren Charakterarten:

Alsine (Delia) segetalis
Sagina apetata
Sagina ciliata
Veronica acinifolia
Ranunculus sardous var.
Myosurus minimus

Eine Reihe von Arten sind dem *Cicendietum* und dem *Centunculo-Anthoceretum* gemeinsam; es sind: *Radiola linoides*, *Corrigiola litoralis*, *Juncus capitatus* und *Montia minor*, unter den Moosen *Anthoceros levis*, *punctatus* und *crispulus*, *Fossombronia pusilla*, *Pleuridium alternifolium*. — Während *Radiola* und *Corrigiola* das *Cicendietum* vorziehen, zeigen die *Anthoceros*-Arten und *Fossombronia*, *Juncus capitatus* und *Montia minor* eine deutliche Bevorzugung des *Centunculo-Anthoceretum*.

Die oft sehr zahlreichen Begleiter des *Centunculo-Anthoceretum* setzen sich zusammen aus Arten der Hackfruchtkulturen (des *Panico-Chenopodietum polyspermi*), aus Begleitern der Getreidefelder (der *Secalinion*-Gesellschaft) und aus mehreren Hygrophyten, den eigentlich typischen Begleitern dieser *Nanocyperion*-Gesellschaft. Nur diese feuchtigkeitsliebenden Arten sind stets in vollständig entfalteter Vitalität vorhanden, während sowohl die übergreifenden Arten des *Panico-Chenopodietum* als auch diejenigen der Getreidebegleitgesellschaft meist nur in kümmerlichen Exemplaren zu gedeihen vermögen, vielleicht mit Ausnahme einiger weniger Spezies, die sich auch in den andern Gesellschaften stets nur in den Ausbildungen der feuchtesten Standorte einstellen (so z. B. die *Sonchus*-Arten, *Chrysanthemum inodorum*, *Matricaria chamomilla*, *Anagallis arvensis*).

Nachstehende Tabelle stellt die vollständige charakteristische Artenkombination dar. Sie fasst die Listen von Allorge, Chouard, Gaume, Koch, Libbert, Schwickerath und eigene Beobachtungen im Sundgau und in der Dombes zusammen.

Assoziations-Charakterarten

T	Alsine (Delia) segetalis [1])	T	Radiola linoides *
T	Veronica acinifolia		Moose
T	Myosurus minimus	T	Anthoceros punctatus*
T	Sagina apetala	T	Anthoceros levis *
T	Sagina ciliata	T	Anthoceros crispulus *
T	Ranunculus sardous var.	T	Fossombronia pusilla *
T	Montia minor *	T	Pleuridium alternifolium *
T	Corrigiola litoralis *		

*) Arten, die auch im *Cicendietum filiformis* vorkommen

[1]) siehe Fussnote p. 29.

Verbands-Charakterarten

T	Gnaphalium uliginosum	T	Gypsophila muralis
T(H)	Plantago intermedia	T	Panicum ischaemum
T	Hypericum humifusum	T	Gnaphalium luteoalbum
T	Centunculus minimus		Moose
T	Peplis portula	T	Riccia glauca
T	Isolepis setacea	T	Fossombronia Wondraczeki

Ordnungs-Charakterarten

T	Juncus bufonius	T(Ch)	Mentha pulegium
T	Juncus capitatus		Moose
T	Lythrum hyssopifolia	T	Riccia sorocarpa
T	Centaurium pulchellum	T	Riccia bifurca

Differenzialarten und Begleiter

T	Scleranthus annuus diff. [2])	T	Polygonum aviculare
T	Spergula arvensis diff.	H	Agrostis alba var. prorepens
T	Vicia tetrasperma diff.	Ch	Veronica serpyllifolia
T	Matricaria chamomilla diff.	H	Prunella vulgaris
T	Arabidopsis Thaliana diff.	Ch	Mentha arvensis
T	Alchemilla arvensis diff.	H	Ranunculus repens
T	Sonchus asper diff.	T	Spergularia rubra
T	Sonchus oleraceus diff.		Moose
T	Chrysanthemum inodorum diff.	T	Ephemerum serratum
T	Veronica arvensis diff.	T	Sphaerocarpus terrestris
T	Sagina procumbens	T	Eurhynchium praelongum
T	Polygonum hydropiper	T	Pottia- u. Phascum-Arten

Typus und Faziesbildungen

Als Typus der Gesellschaftsausbildung möchte ich die artenreichste Fazies bezeichnen, die zudem innerhalb der zahlreichen faziellen Erscheinungen ökologisch eine Mittelstellung einnimmt. Es ist die *Alsine segetalis-Juncus capitatus-Fazies*, welche die Bördchen der nassen Ackergräben besiedelt, in denen das Wasser lange stagniert. Die Bördchen trocknen rascher aus als die Mulden der Gräben, so dass auch die Fazieshöchstentwicklung des Typus wesentlich früher im Jahr erfolgt als diejenige der länger überschwemmten Gräben selbst. In der genannten typischen Ausbildung sind *Alsine segetalis*, *Juncus capitatus*, *Veronica acinifolia* und wohl auch *Myosurus minimus* im Optimum. Moose sind spärlich und kommen besonders physiognomisch nicht zur Geltung.

[2]) diff. = differenziell gegenüber den andern *Nanocyperion*-Assoziationen.

Je nach der Dauer der Ueberschwemmung und dem Teilstandort ergeben sich verschiedene Fazies, die durch zahlreiche Uebergänge miteinander verbunden sind (s. Assoz.-Tabelle I). Die extremsten Ausbildungen mit der längsten Ueberschwemmung sind diejenigen, in welchen *Agrostis alba var. prorepens* (Aufn. 1—3) bzw. *Polygonum hydropiper - Mentha arvensis* (Aufn. 4—7) oder *Juncus bufonius* (Aufn. 8—11) dominieren, sich durch allgemeine Armut an Charakterarten auszeichnen und dadurch etwas trivialisiert erscheinen. Einige wohl durch Wasservögel verschleppte echte Hygrophyten wie *Alopecurus aequalis*, *Ranunculus flammula*, *Roripa islandica*, *Bidens tripartitus* u. a. sind für sie typisch.

Etwas artenreicher sind die beiden folgenden faziellen Ausbildungen mit dem Vorherrschen von *Peplis portula* (Aufn. 12—16) oder *Juncus bufonius-Peplis portula* (Aufn. 17—22), die nicht nur durch das Vorherrschen von *Peplis* und durch die seltene *Isolepis setacea* floristisch gut individualisiert erscheinen, sondern sich auch physiognomisch sehr gut gegen die übrigen Fazies abheben. Alle bisher genannten Fazies verlangen eine lange Ueberschwemmung, die mindestens bis in den Mai hinein dauert, und sind deshalb auf die Gräben und Mulden der Getreideäcker beschränkt. Moose fehlen ihnen fast ganz. — Die sich anschliessende *Alsine segetalis-Juncus capitatus*-Fazies der Grabenbördchen (Aufn. 23—30) ist bereits als Typus geschildert worden (s. auch Fig. 3).

Nicht überschwemmt werden alle folgenden Ausbildungen, welche auf die Ränder und Flächen der Aecker beschränkt sind. Dem Typus sehr nahe steht die *Sagina procumbens-Hypericum humifusum*-Fazies der Ackerflächen (Aufn. 31—36), die einerseits durch das Vorherrschen von *Sagina procumbens* und *Hypericum humifusum*, anderseits durch ihren grossen Moosreichtum gut gekennzeichnet ist. Eine Subfazies mit dominierender *Plantago intermedia* (Aufn. 37—41) lässt sich sowohl strukturell als auch physiognomisch leicht unterscheiden und abtrennen (s. Abb. 5). — Verschiedene schwer zu fassende, wesentlich trockenere Faziesausbildungen (Aufn. 42—46), die durch das Vorherrschen von *Scleranthus annuus*, *Spergula arvensis* oder *Spergularia rubra* ausgezeichnet sind, müssen hier angeschlossen werden. Sie sind arm an Charakterarten, und die Moose fehlen ihnen vollkommen. Uebergänge oder Mischungen

Fig. 3

Standorte der verschiedenen Fazies des Centunculo-Anthoceretum
Verschieden lang überschwemmte Getreideackergräben.

unter diesen der *Secalinion*-Gesellschaft sehr nahestehenden Fazies des *Centunculo-Anthoceretum* sind häufig.

Hält man die extremen Ausbildungen einer *Spergula arvensis*- und einer *Agrostis alba prorepens*-Fazies nebeneinander, so scheinen sie allerdings wenig Gemeinsames zu haben. Einige der sich als sehr exklusiv erweisenden Charakterarten des *Centunculo-Anthoceretum* sind jedoch beiden eigen; die beiden Fazies sind zudem in der Natur durch unzählige Uebergänge miteinander verbunden, so dass meine Auffassung wohl berechtigt erscheint.

Zu Stetigkeitsbestimmungen kann die Assoziationstabelle nicht verwendet werden, da die einzelnen Fazies von mir sehr streng getrennt wurden. Bei allen Aufnahmen wurde nicht der ganze Bestand berücksichtigt, sondern nur die Gesamtausdehnung ein und derselben f a z i e l l e n Gesellschaftsausbildung, während sich in der Natur stets mehrere Fazies auf demselben Acker vorfinden.

Assoziationstabelle I

Alle Aufnahmen stammen von den Getreide- und Stoppelfeldern der entkalkten Lösslehmäcker des Sundgauer Hügellandes, einschliesslich seiner auf Schweizerboden liegenden östlichen Ausläufer (Ajoie [Berner Jura] und Bruderholz [Basel]). Die verzeichneten Assoziationsbestände stammen von folgenden Punkten:

Nr. 1. Moernach. Nr. 2. Waldighofen-Riespach. Nr. 3. Riespach-Ruederbach. Nr. 4. Réchésy. Nr. 5. Suarce. Nr. 6. Réchésy. Nr. 7. Valdieu. Nr. 8. Lepiux-Delle. Nr. 9. Muespach-Buchholz. Nr. 10. Moernach. Nr. 11. Réchésy. Nr. 12. Riespach-Ruederbach. Nr. 13. Muespach-le Bas. Nr. 14. Muespach-Werentzhouse. Nr. 15. Niederlarg. Nr. 16. Moernach. Nr. 17. Koestlach. Nr. 18. Moyen-Muespach-Folgensbourg. Nr. 19. Muespach-le Haut. Nr. 20. Muespach-le Haut. Nr. 21. Werentzhouse. Nr. 22. Moernach. Nr. 23. Riespach-Ruederbach. Nr. 24. Riespach-Ruederbach. Nr. 25. Jettingen. Nr. 26. Berentzwiller. Nr. 27. Ranspach-le Bas. Nr. 28. Neuwiller. Nr. 29. Oberwil (Bas). Nr. 30. Moernach. Nr. 31. Koestlach. Nr. 32. Wentzwiller. Nr. 33. Jettingen. Nr. 34. Helfrantskirch. Nr. 35. Moernach. Nr. 36. Valdieu-Reppe. Nr. 37. Dannemarie. Nr. 38. Manspach. Nr. 39. Bruderholz (Bas.). Nr. 40. Bruderholz (Bas.). Nr. 41. Frais. Nr. 42. Foussemagne. Nr. 43. Moernach. Nr. 44. Riespach. Nr. 45. Vendlincourt (Ajoie). Nr. 46. Moernach.

Ausser den in der Tabelle verzeichneten Arten kommen in den angeführten Beständen der Assoziation noch vor:

Nr. 1. *Lysimachia vulgaris* o[1]). Nr. 2. *Holcus lanatus*. Nr. 6. *Lepidium campestre*, *Agropyron repens*, *Phleum pratense*, *Sonchus arvensis*. Nr. 8. *Phleum pratense*. Nr. 9. *Ranunculus arvensis* o, *Poa trivialis*. Nr. 10. *Veronica Tournefortii* o, *Stellaria media* o. Nr. 11. *Phleum pratense*, *Myosotis scorpioides*. Nr. 12. *Agropyron repens*. Nr. 13. *Holcus lanatus*. Nr. 15. *Agropyron repens*. Nr. 18. *Ranunculus arvensis*. Nr. 19. *Holcus lanatus*, *Phleum pratense*. Nr. 20. *Poa compressa*, *Poa trivialis*. Nr. 21. *Ranunculus arvensis*. Nr. 22. *Stachys paluster*, *Holcus lanatus*. Nr. 23. *Geranium* sp., *Cirsium arvense*. Nr. 24. *Trifolium pratense*. Nr. 26. *Ranunculus arvensis*, *Trifolium pratense*, *Stellaria media*. Nr. 27. *Ranunculus arvensis*, *Holcus lanatus*. Nr. 29. *Stellaria graminea*. Nr. 31. *Cirsium arvense*. Nr. 32. *Stellaria media*. Nr. 34. *Holcus lanatus*, *Viola tricolor*. Nr. 36. *Lepidium campestre*. Nr. 40. *Capsella bursa pastoris* o, *Stellaria media* o. Nr. 42. *Potentilla anserina*.

Floristisch-soziologische Verwandtschaftsbeziehungen des Centunculo-Anthoceretum punctati

a) *Stellung im Verband.* Dass es sich beim *Centunculo-Anthoceretum* um eine selbständige Assoziation handelt, wird durch die Gruppe der Assoziations-Charakterarten ohne weiteres ersichtlich. Zudem unterscheidet sich diese Gesellschaft von den übrigen Assoziationen des Verbandes auch durch eine stattliche Zahl von Differenzialarten.

Ihr Standort ist aber künstlich, d. h. durch den Menschen geschaffen. Es erhebt sich darum die Frage, ob auch natürliche, vom Menschen mehr oder weniger unberührte Standorte dieser Gesellschaft bestehen, oder ob diese vielleicht nur eine Kulturvariante einer andern *Nanocyperion*-Gesellschaft darstellt. Die treuesten Charakterarten des *Centunculo-Anthoceretum: Alsine segetalis*, *Veronica acinifolia*, *Myosurus minimus*, *Ranunculus sardous* und die beiden *Sagina*-Arten sind in dieser Kombination an natürlichen Standorten nirgends, weder in Mitteleuropa noch im Mediterrangebiet, anzutreffen. Nur in den feuchten, lehmigen Gräben, Furchen und Vertiefungen der kalkarmen Getreideäcker der atlantisch-subatlantischen Region können sie sich entwickeln, gelangen aber dort zur optimalen Entfaltung (grosse Abundanz und beste Vitalität) und dominieren nicht selten. Es sind Arten mediterraner Herkunft, die im Mittelmeergebiet verschiedenen Assoziationen des *Helianthemion guttati-* und des *Isoëtion*-Verbandes angehören, sich dort somit nicht etwa in einer einzigen Gesellschaft zusammenfinden.

[1]) o = mit verminderter Vitalität.

Dieser in floristischer Beziehung mediterrane Charakterzug des *Centunculo-Anthoceretum*, den diese Gesellschaft durch die von Süden nach Norden vorgedrungene Getreidekultur bzw. ihrer Begleitflora erhalten hat, ist unverkennbar und ausserordentlich typisch für die Verwandtschaftsbeziehungen des ganzen *Nanocyperion*-Verbandes.

Zu den oben genannten exklusiven Charakterarten gesellt sich noch eine grosse Zahl von Arten, die sich gelegentlich auch im *Cicendietum* vorfinden, sowie einige Charakterarten des *Cicendietum*, die nur selten im *Centunculo-Anthoceretum* vorkommen Die zahlreichen Charakterarten, die beiden Gesellschaften gemeinsam sind, lassen den Schluss zu, dass das *Centunculo-Anthoceretum* seinen gesamten Artenbestand vom *Cicendietum* erhalten hat mit Ausnahme der exklusiven Charakterarten, welche seinen spezifischen Standort kennzeichnen (vgl. Liste p. 48/49). Das bedeutet, dass alle diese Arten vom *Cicendietum*, das vorwiegend natürliche Standorte besiedelt, auf den vom Menschen geschaffenen Standort hinübergewandert sind, da sie hier ähnliche Bedingungen vorgefunden haben. Entsprechendes nimmt K o c h (l. c., p. 30) für das anthropogene *Panico-Chenopodietum* an, das seine Konstituenten vom flussbegleitenden *Bidentetum* erhalten hat. Beide Gesellschaften haben aber nicht nur sehr viele Assoziations-Charakterarten gemein, sondern auch die Gruppe der Verbands- und Ordnungs-Charakterarten ist bei beiden Assoziationen genau dieselbe und in der Artenliste vollständig vorhanden, wie dies in keiner der übrigen *Nanocyperion*-Gesellschaften der Fall ist. Nur *Limosella aquatica* fehlt dem *Centunculo-Anthoceretum:* offenbar vermochte sie den wesentlich trockeneren sekundären Standort nicht zu erobern. — Sogar bei den Begleitern beider Gesellschaften kann eine überraschende Aehnlichkeit festgestellt werden, so dass wenigstens von floristischer Seite her die oben ausgesprochene Vermutung, es handle sich beim *Centunculo-Anthoceretum* um eine durch die Getreidekultur bedingte, vom atlantischen *Cicendietum* floristisch abhängige Gesellschaft, eine wesentliche Stütze erhält.

Diese weitgehende floristische Uebereinstimmung der beiden genannten Assoziationen hat seine Gründe natürlich in ihren ähnlichen ökologischen Ansprüchen. Die mineralreichen, meist schwach stickstoffhaltigen Teich- oder Tümpelränder, welche periodisch austrocknen, stimmen mit den feuchten Gräben der Löss- oder Glazial-

lehmäcker weitgehend überein. Völlige Konkurrenzlosigkeit resp. alljährliche Vernichtung der hemikryptophytischen Einwanderer, uneingeschränkte Belichtung, schwach saure Reaktion etc. sind beiden Standorten gemeinsam. — Die Erscheinungen der Periodizität (Höchstentwicklung im Spätsommer, starke Plastizität je nach den äussern Bedingungen), der Sukzession und des soziologischen Gefüges (Lebensformen, Minimalraum, Schichtung etc.) stimmen bei beiden Gesellschaften ebenfalls weitgehend überein.

Die floristische Abhängigkeit des *Centunculo - Anthoceretum* vom *Cicendietum* muss sich auch in einer Abhängigkeit in Bezug auf das Verbreitungsareal äussern, denn es ist nicht anzunehmen, dass die den neu entstehenden Standort erobernden Arten ihr natürliches Verbreitungsareal mit der neuen Besiedlungsmöglichkeit überschreiten. Demnach ist es dem *Centunculo-Anthoceretum* nur unter Verlust seiner Charakterarten, d. h. nur in verarmter Ausbildung möglich, das Verbreitungsareal des *Cicendietum* zu überschreiten. Das lässt sich auch tatsächlich nachweisen (s. Fig. 8). — Massenzentrum und Gebiet optimaler Ausbildung beider Assoziationen liegen in Zentralfrankreich (in den Gegenden Brie, Orléanais, Touraine und Sologne) und fallen zusammen. Den wesentlichsten Unterschied zwischen beiden Verbreitungsarealen bildet der Verlauf der Ostgrenzen. Das *Centunculo-Anthoceretum* zeigt deutlich die Tendenz, weiter östlich vorzudringen als das atlantische *Cicendietum:* Sundgau und Nordschweiz werden allein durch das *Centunculo-Anthoceretum* besiedelt, ebenso Lothringen-Pfalz und das Rheinland, ganz Norddeutschland, Südschweden, Lettland-Polen. Dies ist leicht erklärlich dadurch, dass der anthropogene Standort des *Centunculo-Anthoceretum* nach Osten sich gleichartig über ganz Zentral- und Osteuropa fortsetzt und die Ausdehnung dieser Gesellschaft nach Osten hin in den feuchteren Teilen begünstigt. Trotzdem sind diese östlichen Ausläufer nur stark verarmte Ausbildungen, denen die Grosszahl der Assoziations-Charakterarten fehlt. Nur einige Verbands-Charakterarten gehen bis Polen, Litauen und Westrussland, so z. B. *Plantago intermedia*, *Gypsophila muralis*, *Myosurus minimus*. Diese werden dort zu lokalen Assoziations-Charakterarten und erlauben, zusammen mit der Differenzialartengruppe, die Zugehörigkeit dieser Fragmente zum *Centunculo-Anthoceretum* klarzulegen.

Die Tatsache, dass trotz der gewaltigen Ausdehnung der Getreidefelder nach Osten hin der subatlantische Charakter des *Cicendietum* auch im Verbreitungsareal des *Centunculo-Anthoceretum* gewahrt bleibt, ist angesichts von dessen grosser floristischer Verwandtschaft mit dem *Cicendietum* und des Fehlens jeglichen natürlichen Standortes des *Centunculo-Anthoceretum* wohl Grund genug, dieses als einen durch die Getreidekultur ermöglichten sekundären Ableger des atlantischen *Cicendietum* aufzufassen.

Die nach Osten hin erfolgende rapide Verarmung des *Centunculo-Anthoceretum* beleuchtet aufs beste seine enge floristische Abhängigkeit vom subatlantischen *Cicendietum.* Die Grenze der normalen Gesellschaftsentwicklung des *Centunculo-Anthoceretum* fällt ziemlich genau mit der Grenze des *Cicendietum* überhaupt zusammen.

Trotz der unmittelbaren und strengen Abhängigkeit des *Centunculo-Anthoceretum* vom anthropogenen Standort, d. h. vom Getreidefeld, ist nicht etwa die geographische Verbreitung der Getreidekultur, sondern das Verbreitungsareal des *Cicendietum filiformis* für das Vorkommen des *Centunculo-Anthoceretum* bestimmend. Libberts Vermutung (1932, p. 27), es handle sich beim *Centunculo-Anthoceretum* lediglich um eine verarmte östliche Rasse des *Cicendietum filiformis*, kann dadurch widerlegt werden, dass das *Centunculo-Anthoceretum* nicht bloss überhaupt innerhalb des Verbreitungsgebietes des *Cicendietum* vorkommt, sondern in diesem sogar optimal ausgebildet ist und durch seine exklusiven Charakterarten seine Selbständigkeit genügend erweist. Dass in der Neumark (Brandenburg) nur an atlantischen Arten arme Bestände einer *Nanocyperion*-Gesellschaft vorkommen, entspricht zwar den Tatsachen. Nur gehören diese verarmten Bestände der kalkarmen Getreideäcker dem *Centunculo-Anthoceretum* an und nicht dem so weit östlich bereits fehlenden echt atlantisch-subatlantischen *Cicendietum;* dies kann auf Grund der Differenzialarten entschieden werden.

b) *Scheinbare Verwandtschaft des Centunculo-Anthoceretum mit der Secalinion-Gesellschaft.* Im vorigen Abschnitt wurde gezeigt, dass das *Centunculo-Anthoceretum* keine natürlichen Standorte inne hat, sondern streng an die Getreideäcker gebunden erscheint. Nun kann aber die Frage aufgeworfen werden, ob nicht alle Arten

des *Centunculo-Anthoceretum* oder doch zum mindesten seine exklusiven Charakterarten zum *Secalinion*, zur Getreidebegleitgesellschaft zu zählen sind. Denn wenn das *Centunculo-Anthoceretum* keine natürlichen Standorte hat und lediglich in den Getreideäckern gedeiht, sollte es doch eben zur Getreidebegleitflora gezählt und in den Verband der Getreideacker-Assoziationen aufgenommen werden. — Dies tun in der Tat alle französischen Autoren, die sich bisher mit der Begleitflora der kalkarmen Getreidefelder befasst haben.

Braun-Blanquet (1915, p. 224 f.) hat die *Scleranthus annuus*-Assoziation der Getreideäcker der Süd-Cevennen beschrieben, die infolge der südlichen Breitenlage des Gebietes eine reine *Secalinion*-Gesellschaft darstellt. Diese *Scleranthus annuus*-Assoziation der *«moissons siliceuses»* kommt in ganz Frankreich vor, ist über die Niederlande und Belgien verbreitet, findet sich in ganz Deutschland und in der Schweiz und geht östlich wohl über Ungarn, Polen und Russland bis nach Asien hinein. Im atlantisch-subatlantischen Gebiete mit seinen grösseren Niederschlägen, also in Frankreich, den Niederlanden und Westdeutschland, mischt sich nun in den feuchtesten Teilen das *Centunculo-Anthoceretum* bei, wurde aber, wie oben erwähnt, nicht abgetrennt, sondern als der übrigen Getreideflora gleichwertig betrachtet (s. Allorge 1922; Gaume 1924 a und b, 1925, 1926, 1927; Chouard 1925; Allorge et Gaume 1925; Malcuit 1929). — Nur in den trockeneren Gebieten, die bloss verarmte Rassen des *Centunculo-Anthoceretum* in ihren Getreidefeldern beherbergen, und wo die Durchdringung der beiden Assoziationen schwach oder gar nicht stattfindet, sind *Secalinion- und Nanocyperion*-Gesellschaft bisher klar auseinandergehalten worden, nämlich in der Nordschweiz durch Koch (l. c.), in Norddeutschland durch Libbert (1932, p. 25), Tüxen (in litt.) und neuerdings auch in Böhmen durch Klika (1935, p. 299).

Bereits Gaume und Allorge erkannten, dass in ihrer *Scleranthus annuus*-Assoziation, besonders in ökologischer Beziehung, zwei sich deutlich verschieden verhaltende Gruppen zu unterscheiden sind. Sie schufen darum einen *«type hygrophile»* und einen *«type xérophile»*. Sie heben die grossen floristischen Aehnlichkeiten des *«type hygrophile»* mit dem *Cicendietum filiformis*, und des *«type xérophile»* mit dem *Corynephoretum* hervor. Eine deutliche

Trennung in *Nanocyperion*- und *Secalinion*-Gesellschaft lässt sich auch aus Gaumes Einteilung in *«caractéristiques»* einerseits und *«messicoles indifférentes»* anderseits, ebenso aus Allorges Einteilung in *«exclusives, électives, préférantes»* und *«messicoles indifférentes»* erkennen. Dabei stellen die *«caractéristiques»* bzw. *«exclusives-préférantes»* im grossen und ganzen die Charakterarten des *Centunculo-Anthoceretum* dar, während die *«messicoles indifférentes»* die eigentlichen Charakterarten der *Secalinion*-Gesellschaft ausmachen (z. B. *Papaver*-Arten, *Scandix pecten veneris*, *Agrostemma*, *Centaurea cyanus* etc.). An der *Scleranthus annuus*- bzw. *Chrysanthemum segetum-Myosurus minimus*-Assoziation dieser Autoren fällt aber der grosse Artenreichtum auf. Allorge (1922. p. 305 f.) gibt 77 Spezies an und Gaume (1927, p. 470 f.) zählt genau 100 Arten auf (ohne Kryptogamen !). Dabei haben beide Autoren nur die wichtigsten Begleiter erwähnt und die Zufälligen ganz weggelassen. Diese Zahlen sind für eine *Secalinion*-Gesellschaft auf feuchtem, tonigem Silikatboden gewiss zu hoch und deuten auf ein Assoziationsgemisch hin [1]).

Obwohl die Trennung der beiden Gesellschaften im atlantischen Gebiet bisweilen recht schwierig erscheint, gelingt es auch dort, die tatsächlich bestehenden Unterschiede zu erkennen und die Trennung vorzunehmen. — Im folgenden soll gezeigt werden, dass *Centunculo-Anthoceretum* und *Secalinion*-Gesellschaft trotz ihrem (scheinbar) gemeinsamen Standort zwei wesensfremde Assoziationen darstellen.

1. Floristische Verwandtschaft. Die Getreidebegleitflora der trocken-sandigen Silikat-Aecker Mitteleuropas ist eine reine *Secalinion*-Gesellschaft und kann als verarmte geographische Rasse der viel artenreicheren *Scleranthus annuus*-Assoziation der Südsevennen (Braun-Blanquet, l. c.) angesehen werden: die zahlreichen *Vicia*- und *Lathyrus*-Arten, *Legousia*, *Papaver*, *Agrostemma*,

[1]) Die *Scleranthus annuus*-Assoziation ist in den regenreichen Gebieten mit lehmig-tonigem Boden (um die es sich hier handelt) relativ artenarm und weist (ohne Zufällige) kaum 60 Arten auf. Je trockener der Standort, desto artenreicher wird diese *Secalinion*-Gesellschaft. Werden die *Nanocyperion*-Charakterarten in den Listen von Allorge (1922. p. 305 bzw. 301) weggelassen, dann enthält seine Gesellschaft der *«moissons siliceuses»* 63 Arten, während seine *Caucalis daucoides - Stachys annua* - Assoziation der kalkreichen, trockenen Getreideäcker 113 Arten aufweist.

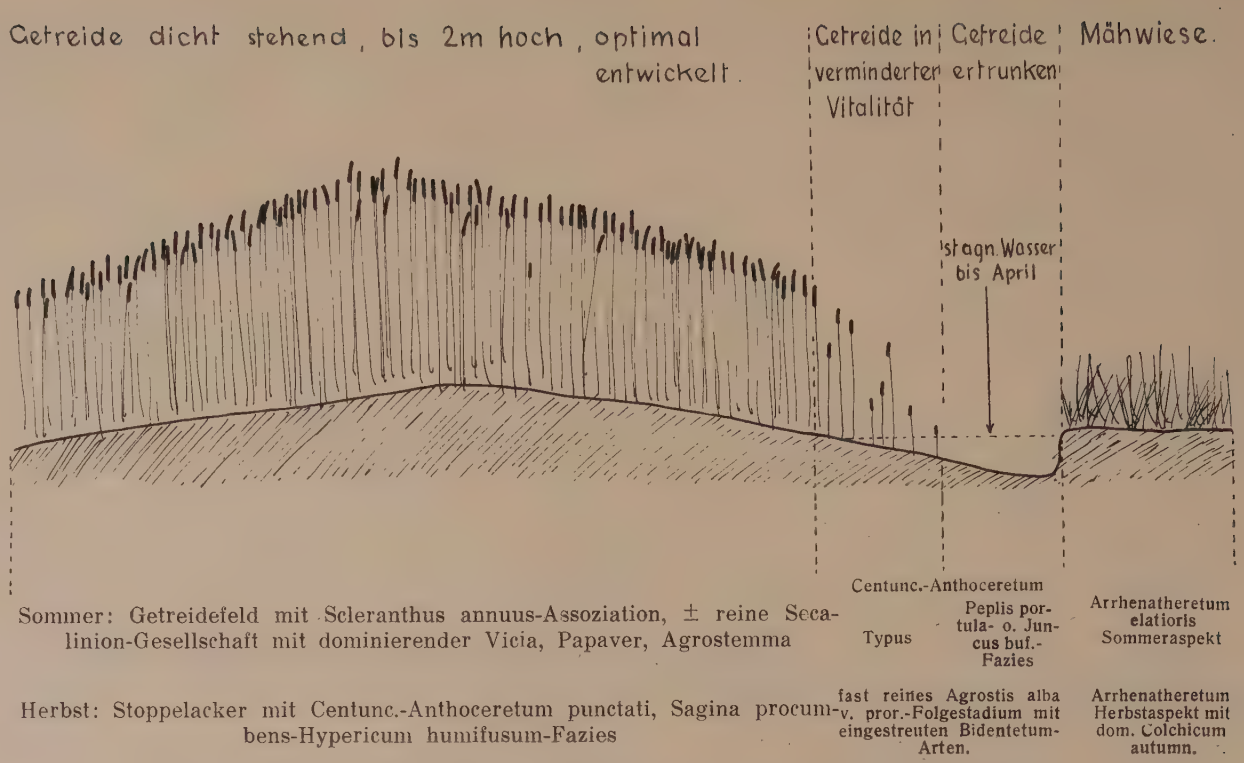


Fig. 4.
Standort der Scleranthus annuus-Assoziation und des Centunculo-Anthoceretum

Centaurea cyanus, *Spergula arvensis* etc. sind für sie charakteristisch; Moose fehlen ganz. Diese mehr oder weniger xerophile Gesellschaft verarmt nun in den feuchten, lehmigen Getreideäckern, während — besonders an den nassen Stellen — sich neue Arten einstellen, z. B. *Centunculus*, *Centaurium pulchellum*, *Peplis*, *Gnaphalium uliginosum*, *Hypericum humifusum*, *Juncus bufonius* und *capitatus*, *Myosurus* u. a., sowie zahlreiche Moose. — Schon in floristischer Hinsicht stehen sich also zwei in ihren ökologischen Ansprüchen völlig verschiedene Artengruppen gegenüber, nämlich diejenige des *Secalinion* und die des *Nanocyperion*. Das *Centunculo-Anthoceretum* wird durch seine floristischen Verwandtschaftsbeziehungen zu den übrigen *Nanocyperion*-Gesellschaften klar aus dem *Secalinion* herausgehoben.

2. Standort optimaler Gesellschaftsentwicklung: Es wäre merkwürdig, wenn zwei Assoziationen genau denselben Standort besiedelten, also gleiche ökologische Ansprüche stellten und doch floristisch völlig verschieden sein sollten. Nun werden aber zwei wichtige Tatsachen oft übersehen, was die Vermengung zweier gut zu trennender Assoziationen zur Folge hatte, nämlich erstens: dass Getreidefeld und Stoppelacker ökologisch zwei wesentlich verschiedene Lebensräume darstellen, und zweitens: dass das trockenere Ackerinnere, also die Ackerflächen, nicht dieselben ökologischen Verhältnisse bieten wie die viel feuchteren Gräben und Furchen, in denen das Wasser oft sehr lange stagniert, und gerade in dieser Beziehung mit den Standorten des *Cicendietum filiformis* und denen des *Nanocyperion* überhaupt grosse Aehnlichkeit aufweisen. — Das Hauptgewicht lege ich auf die zuletzt erwähnte Tatsache. Es sind nicht so sehr die mikroklimatischen als vielmehr die edaphischen, die Bodenfaktoren, insbesondere die Wasserverhältnisse, welche den enormen Unterschied der beiden streng zu trennenden Standorte ausmachen und die dadurch hervorgerufene floristische Verschiedenheit und die völlig auseinanderstrebenden Verwandtschaftsbeziehungen der Gesellschaften bedingen, die diese beiden Standorte besiedeln.

Die Standorte der optimalen Entwicklung des *Centunculo-Anthoceretum* sind die Gräben und Furchen der lehmigen Getreideäcker, in denen bis weit in den Frühling hinein Wasser stagniert (siehe Titelbild). Infolge der grossen Nässe wächst hier kein Getreide (es

ist ertrunken, wie der Bauer sagt), und ebensowenig typische *Secalinion*-Arten. Umgekehrt gedeihen im Ackerinnern, d. h. auf den wesentlich trockeneren Ackerflächen die Arten der Getreidebegleitgesellschaft vortrefflich, während dort nur Andeutungen und Spuren des *Centunculo-Anthoceretum* vorhanden sind. Zu dessen Entwicklung fehlt es offenbar weniger an der Feuchtigkeit, die ja durch die schützende Getreideschicht in genügender Menge gespeichert wird, als viel mehr am Licht. Die *Nanocyperion*-Gesellschaft ist ausgesprochen lichtbedürftig. Eigentliche Durchdringungen, bei welchen mindestens eine der beiden Assoziationen gut ausgebildet und an charakteristischen Arten reich wäre, kommen streng genommen nicht vor. Listen mit Assoziationsgemischen entstehen nur durch irrtümliches Vermengen der Arten beider Standorte.

Die Verwandtschaft des *Centunculo-Anthoceretum* mit den hygrophilen Assoziationen des *Nanocyperion*-Verbandes und die der *Secalinion*-Gesellschaft mit mediterranen Trockenrasengesellschaften kommt auch in ökologischer Hinsicht klar zum Ausdruck.

3. Minimalraum. Die kleinen Pflänzchen des *Centunculo-Anthoceretum* können fast alle auf einem einzigen Quadratmeter vorgefunden werden. Die *Nanocyperion*-Gesellschaft kann sich darum auch in den oft sehr schmalen Gräben und Furchen der Getreideäcker optimal entwickeln, während die *Secalinion*-Gesellschaft zu ihrer vollen Entfaltung mindestens 100 m² benötigt; darum kommen für sie als Standorte, welche optimal entwickelte Bestände zu zeigen vermögen, nicht nur infolge ihrer ökologischen, sondern auch infolge ihrer strukturellen Ansprüche nur die ausgedehnten Ackerflächen in Betracht.

4. Lebensformen. Die Lebensformenspektren der *Secalinion*-Gesellschaft und des *Centunculo-Anthoceretum* zeichnen sich durch grossen Therophytenreichtum aus, für beide ist ja der menschliche Eingriff derselbe. Die Vertreter des *Centunculo-Anthoceretum* zeigen ausgesprochenen Zwergwuchs und können als Mikrotherophyten bezeichnet werden. Sie verteilen sich auf die Therophyta erecta (70 %), Therophyta reptantia (20 %) und Hemikryptophyta (10 %). — Im Gegensatz dazu erheben sich die Arten der *Secalinion*-Gesellschaft mit den aufstrebenden Getreidehalmen in beträchtliche Höhen (1—1.8 m): es sind Makrotherophyten (60 % aufrechte und 25 % klimmende) und Geophyten (15 %).

Der Unterschied zwischen *Nanocyperion*- und *Secalinion*-Gesellschaft liegt also nicht nur in der absoluten Grösse der herrschenden Lebensform (Mikro- bzw. Makrotherophyten), sondern auch in einer erheblichen Verschiebung der Lebensformengruppen. Dem hygrophilen *Centunculo-Anthoceretum* fehlen die Geophyten ganz, während diese bei der xerophilen *Secalinion*-Gesellschaft 15 % ausmachen. Kriechende Therophyten kommen nur im *Centunculo-Anthoceretum* vor, während die klimmenden für die Getreidebegleitgesellschaft bezeichnend sind. Aufrechte Therophyten besitzen beide Gesellschaften ungefähr gleichviel.

5. Periodizität. Die durch die Getreidekultur gegebene strenge Periodizität wirkt sich auf den Entwicklungsablauf der Getreidebegleitgesellschaft und des *Centunculo-Anthoceretum* in ganz verschiedener Weise aus. Die grossen aufrechten Therophyten der *Secalinion*-Gesellschaft müssen samt und sonders ihre Entwicklung vor der Getreideernte abgeschlossen haben. Die Höchstentfaltung der *Secalinion*-Gesellschaft fällt somit in den Juli, im Gegensatz zum *Centunculo-Anthoceretum*, dessen kleine lichtbedürftige Arten erst nach der Ernte auf den Stoppelfeldern sich zu entwickeln vermögen, demzufolge die Höchstentfaltung der *Nanocyperion*-Gesellschaft erst um die Wende August/September erfolgt.

Sowohl Getreidebegleitgesellschaft als auch *Centunculo-Anthoceretum* sind als kurzlebige Annuellen-Assoziationen an den Getreidestandort vortrefflich angepasst. Während aber erstere sich vor der Getreideernte entfaltet, wählt sich die *Nanocyperion*-Gesellschaft die Zeit nach der Getreideernte.

6. Verbreitungsareal, Herkunft. Ist das *Centunculo-Anthoceretum* von der *Secalinion*-Gesellschaft erst einmal floristisch unterschieden, so zeigt ein Vergleich ihrer Verbreitungsareale am überzeugendsten die Existenz zweier *getrennter* Assoziationen. Die *Secalinion*-Gesellschaft ist eine über ganz Europa verbreitete Assoziation, deren floristische Zusammensetzung über den ganzen Erdteil im wesentlichen dieselbe ist, allerdings mit einer deutlichen Verarmung von Süden nach Norden. — Demgegenüber zeigt das Verbreitungsareal des *Centunculo-Anthoceretum* eine enge Abhängigkeit von demjenigen des atlantischen *Cicendietum filiformis* (s. Fig. 8), und muss als subatlantisch-südbaltisch

bezeichnet werden. Die Verarmung schreitet von Westen nach Osten fort. Bereits in Polen und Lettland ist die *Secalinion*-Gesellschaft der kalkarmen Getreideäcker fast ganz rein, und nur einzelne Spuren (z. B. *Plantago intermedia)* lassen noch die atlantische Ueppigkeit ahnen.

Während Massenzentrum und Gebiet optimaler Entwicklung der *Secalinion*-Gesellschaft in der Mediterranregion und im Orient liegen, sind sie für das *Centunculo-Anthoceretum* im atlantisch-subatlantischen Westeuropa zu suchen.

Zusammenfassung. Entgegen der Ansicht, dass die Konstituenten des *Centunculo-Anthoceretum* als Charakterarten und Begleiter der Secalinion-Gellschaft aufzufassen sind, muss hervorgehoben werden, dass es sich um zwei verschiedene, gut getrennte Assoziationen handelt. Sie unterscheiden sich nicht nur in ihren ökologischen Ansprüchen, indem sie streng genommen gar nicht denselben Standort besiedeln, sondern auch strukturell in der Grösse des Minimalraumes und in der Zugehörigkeit ihrer Arten zu verschiedenen Lebensformenklassen. Zudem fallen ihre Entwicklungszeiten nicht zusammen und auch ihre Verbreitungsareale sind wesentlich verschieden.

Gemischte Listen kommen nur zustande durch irrtümliches Vermengen der Arten beider Teilstandorte. Immerhin muss gesagt werden, dass die natürliche Mischung und Durchdringung im atlantischen Gebiete inniger ist als in den östlichen Randgebieten.

Soziologische Struktur

Organisationshöhe. Das alljährliche Umpflügen des Standortes des *Centunculo-Anthoceretum* erklärt die hohe Zahl von 90 % Therophyten in seinem Lebensformenspektrum. Diese bedingen zusammen mit den mannigfaltigen menschlichen Eingriffen in den Standort die grosse Veränderlichkeit der Bestände, allerdings weniger von Standort zu Standort als vielmehr von Jahr zu Jahr. Meistens sind über grosse Gebiete die Methoden der Bodenbearbeitung, der Düngung, sowie die Saat- und Erntezeiten dieselben, so dass sich daraus bei gleichen Bodenverhältnissen keine nennenswerten Unterschiede ergeben. Der jahreszeitliche Verlauf der Witterung aber wechselt mitunter erheblich von Jahr zu Jahr, was ein starkes

Schwanken der einzelnen Arten in ihrem Auftreten und in ihrer Abundanz zur Folge hat.

Das *Centunculo-Anthoceretum* ist eine Gesellschaft von sehr geringer Organisationshöhe auf feuchten, lehmigen Böden der Getreideäcker. Nicht etwa grosse Soziabilität und aktive Verteidigung des Standortes gegen die hemikryptophytische Einwanderung sind die Kampfmittel dieser *Nanocyperion*-Assoziation, sondern nur äusserst rasche Entfaltung und kurze Vegetationsdauer, welche der therophytenreichen Gesellschaft die erfolgreiche Konkurrenz auf nacktem Boden im feuchten Klima Mitteleuropas erlauben. Die rasche Ausdehnung auf neu entstandenen Aeckern, die bereits im ersten Jahr der Entfaltung erreichte Vollständigkeit der möglichen Charakterarten und die gute Ausbildung der Bestände ohne vorbereitendes Initialstadium sind weitere Kennzeichen der primitiven Organisationshöhe und stempeln das *Centunculo-Anthoceretum* zu einer wahren Pioniergesellschaft.

Lebens- und Sprossformen. Die meisten Therophyten dieser Gesellschaft keimen erst im Spätfrühling (Mai/Juni), entwickeln sich dann aber ausserordentlich rasch. Zahlreiche ihrer Arten, die an andern Orten — z. B. auf den Brachfeldern — mehrjährige Individuen entwickeln, bilden im *Centunculo-Anthoceretum* regelmässig therophytische Formen aus, so z. B. *Sagina procumbens*, *Hypericum humifusum*, *Spergularia rubra*, *Peplis portula*, *Isolepis setacea*, *Epilobium Lamyi*, die den extremen Standortsverhältnissen gut angepasst sind. Andere vermögen trotz ihrer hemikryptophytischen Lebensform bereits im ersten Jahr Früchte hervorzubringen, und gedeihen darum regelmässig in den Beständen des *Centunculo-Anthoceretum;* es sind *Veronica serpyllifolia*, *Plantago intermedia* und *Prunella vulgaris*. Wieder andere Arten entgehen der Vernichtung durch den Pflug dadurch, dass auch Teile ihrer Ausläufer oder Rhizome neu auszuschlagen vermögen, so z. B. *Agrostis alba var. prorepens*, *Ranunculus repens*, *Mentha arvensis* und *Equisetum arvense;* ihre volle Entfaltung aber erfahren diese Arten erst auf den Brachfeldern.

Der Zwergwuchs der Individuen, dieses für alle *Nanocyperion*-Gesellschaften typische Merkmal, bildet eine besonders im *Centunculo-Anthoceretum* auffallende Erscheinung. Auch ist es bezeichnend, dass übergreifende Arten des *Panico-Chenopodietum*

Phot. E. Spaar

Abb. 3. *Charakterarten des Elocharetum ovatae.*

1. Eleocharis ovata
2. Eleocharis atropurpurea
3. Schoenoplectus supinus
4. Lindernia pyxidaria
5. Carex cyperoides
6. Cyperus Michelianus
7. Coleanthus subtilis

1/3 nat. Gr.

Phot. E. Spaar

Abb. 4. *Charakterarten des Centunculo-Anthoceretum punctati und des Cicendietum filiformis*

1. Alsine (Delia) segetalis
2. Sagna apetala
3. Sagina ciliata
4. Cicendia pusilla
5. Cicendia filiformis
6. Corrigiola litoralis
7. Illecebrum verticillatum
8. Radiola linoides

1/3 nat. Gr.

und der *Secalinion*-Gesellschaft diesem Zwang ebenfalls unterliegen. Während aber die Charakterarten des *Centunculo-Anthoceretum* durchwegs 5—10 cm hohe Mikrotherophyten sind, die auch unter den günstigsten Umständen nie grösser werden, vermögen die übergreifenden Begleiter am *Centunculo-Anthoceretum* - Standort nur 5—10 cm hohe, einköpfige Hungerexemplare auszubilden, z. B. *Chenopodium polyspermum* und *album*, *Polygonum persicaria* und *lapathifolium*, *Bidens tripartitus (f. pumilus)*, *Matricaria chamomilla*, *Alopecurus myosuroides* etc.

Die für das *Eleocharetum* und das *Cicendietum* so bezeichnende Fähigkeit zur Bildung von Seichtwasserformen kommt beim *Centunculo-Anthoceretum* nur in seinen hygrophilsten Ausbildungen noch, und auch da nur äusserst selten, zum Ausdruck. Man beobachtet sie nur bei *Peplis portula*, *Agrostis alba var. prorepens* und selten bei *Ranunculus flammula* und *Alopecurus aequalis.*

Eine interessante Aenderung ihrer Lebensform erfahren einige Arten durch die Getreideernte. *Hypericum humifusum*, *Polygonum aviculare*, *Sagina procumbens* und *Alchemilla arvensis* gehören nämlich im Getreide als aufrechte Einzelpflanzen zu den Therophyta erecta; auf den Stoppelfeldern bilden sie aber kriechende, ausgebreitete Formen aus und sind dann zu den Therophyta reptantia zu zählen.

Schichtung und Minimalraum. Die Bindung der beim *Typus* und bei der *Sagina procumbens-Hypericum humifusum*-Fazies stets gut ausgebildeten Boden- und Krautschicht ist wie beim *Cicendietum* auch hier sehr eng. Bisweilen decken sowohl die Kryptogamen der Bodenschicht als auch die Phanerogamen der Krautschicht den Standort fast völlig, wodurch ein überaus dichter Rasen von kaum 10 cm Höhe zustande kommt.

Der Kleinheit der Arten entsprechend beträgt auch der Minimalraum des *Centunculo-Anthoceretum* nur einen Quadratmeter (s. Fig. 1).

Stetigkeits- und Treueverhältnisse der Charakterarten

Bei den Stetigkeitszahlen muss ich mich auf mein Untersuchungsgebiet beschränken, nämlich auf das Sundgauer Hügelland, einschliesslich des floristisch sehr reichen Bruderholzes (s. Asso-

ziations-Tabelle I), während in der Treuebestimmung die zahlreichen Literaturangaben über die übrigen Gebiete mitberücksichtigt werden konnten.

Es muss vorausgeschickt werden, dass trotz grösster Sorgfalt bei der Durchführung der Aufnahmen die Stetigkeitszahlen der Wirklichkeit kaum genau entsprechen, da z. B. eine *Veronica acinifolia* oder ein *Myosurus minimus* im Herbst bisweilen tatsächlich unkenntlich werden. Zudem erschwert die Kleinheit der Individuen das Auffinden der Arten beträchtlich. Ist es mir doch mehr als einmal vorgekommen, dass ich nach einstündigem Absuchen einer 1 m²-Fläche noch einen *Centunculus*, eine *Alsine* oder eine *Sagina* entdeckte, während das Auffinden solcher Zwerge auf grösseren Flächen oft überhaupt unmöglich ist.

Unter den Charakterarten erlangt *Alsine segetalis* entschieden die grösste Stetigkeit, indem sie sowohl in den extrem feuchten als in sehr trockenen Ausbildungen zu gedeihen vermag. Die beiden *Sagina*-Arten sind in der *Sagina procumbens-Hypericum humifusum*-Fazies stete Erscheinungen, während alle übrigen Charakterarten wie *Myosurus*, *Montia* und *Juncus capitatus* seltene und sporadische Gäste darstellen. *Veronica acinifolia* ist aus vorhin genannten Gründen wohl bedeutend häufiger als die Tabelle angibt, gehört aber immer noch zu den Seltenheiten.

Fast alle Verbands-Charakterarten des *Centunculo-Anthoceretum* zeichnen sich durch grosse Stetigkeit aus, vorab *Centunculus*, *Gnaphalium uliginosum*, *Hypericum humifusum*, *Gypsophila muralis* und *Plantago intermedia*. Als äusserst seltene, aber sehr markante Erscheinung im *Centunculo-Anthoceretum* stellt sich in den sehr feuchten Ackergräben *Isolepis setacea* ein, stets vergesellschaftet mit der etwas häufigeren *Peplis portula*. *Panicum ischaemum* endlich ist eine seltene, aber wohl oft übersehene Art der *Sagina-Hypericum*-Fazies.

Von den Ordnungs-Charakterarten ist wiederum *Lythrum hyssopifolia* ein begehrtes Pflänzchen, kommt aber weit häufiger vor als gemeinhin angenommen wird; *Juncus bufonius* dagegen fehlt wohl keinem einzigen Bestand.

Die dem Sundgau fehlenden *Ranunculus sardous*, *Gnaphalium luteoalbum* und *Mentha pulegium* erlangen im *Centunculo-Anthoceretum* der atlantischen Gebiete Frankreichs grosse Stetigkeit, was

ich in der Dombes nördlich Lyon durch eigene Beobachtungen feststellen konnte. Die seltenen *Corrigiola* und *Radiola* sind auch im atlantischen Gebiete nur sporadische Gäste dieser Gesellschaft, während sie im *Cicendietum* mit grösserer Stetigkeit auftreten und als dessen Charakterarten zu betrachten sind.

Die zahlreichen seltenen Moose finden sich optimal entwickelt fast ausschliesslich in der *Sagina-Hypericum*-Fazies und erlangen in deren Beständen grösste Stetigkeit. Besonders die *Anthoceros*-Arten *punctatus* und *levis* zusammen mit den verschiedenen *Riccia*-Arten fehlen fast keinem Bestand, während die *Fossombronia*-Arten wesentlich seltener sind.

Die Treuegrade der Charakterarten sind natürlich auf das Verbreitungsareal des *Centunculo-Anthoceretum* abgestimmt. Treuegrad 5 weisen *Alsine segetalis*, *Myosurus minimus*, *Veronica acinifolia* und die beiden *Sagina*-Arten *ciliata* und *apetala* auf (die für die beiden *Sagina*-Arten angegebenen seltenen Vorkommnisse auf sandig-trockenen Standorten dürften sich wohl auf andere Varietäten oder Unterarten beziehen), während *Juncus capitatus*, *Montia minor*, die *Anthoceros*-Arten und *Fossombronia pusilla* infolge ihres sporadischen Auftretens im *Cicendietum* Treuegrad 4 aufweisen, ebenso die im *Centunculo-Anthoceretum* nur selten vorkommenden *Cicendietum*-Arten *Corrigiola* und *Radiola*.

Periodizität

Die strenge Periodizität, welche am Standort des *Centunculo-Anthoceretum* durch die Zeitpunkte des Pflügens, der Saat und der Getreideernte bedingt ist, wirkt sich nicht nur auf den Ablauf der Vegetationsperiode des Getreides und seiner Begleitflora selbst, sondern auch auf die *Nanocyperion*-Gesellschaft aus, allerdings in sehr verschiedener Weise. Während die Entwicklung der Arten der *Secalinion*-Gesellschaft spätestens kurz vor der Getreideernte abgeschlossen sein muss, beginnt auf den Flächen der Stoppeläcker eigentlich erst die Entfaltung des *Centunculo-Anthoceretum*, dessen Keimpflänzchen durch die bei der Ernte plötzlich erfolgende Steigerung der Belichtung zu rascher Entfaltung veranlasst werden. Die Höchstentwicklung der *Sagina procumbens-Hypericum humifusum*-Fazies der Ackerflächen fällt in die Monate August/September, vor-

ausgesetzt, dass der Spätsommer nicht zu trocken gewesen ist. Wesentlich früher setzt die Entwicklung in den Gräben und an den Ackerrändern ein, weil dort die hemmende, beschattende Getreideoberschicht fehlt. Das in den Gräben bis in den Mai hinein stagnierende Wasser lässt dort weder Getreide noch Begleitarten aufkommen (s. Titelbild), so dass die Arten der *Nanocyperion*-Gesellschaft nackten Boden vorfinden und zudem Feuchtigkeit genug, um sich optimal zu entfalten. Der Höchststand der Entwicklung des *Centunculo-Anthoceretum* in den Gräben wird etwa zur Zeit der Getreideernte erreicht, aber schon einen Monat später sind nur noch absterbende Reste vorhanden, und eine Gesellschaft aus dem *Polygono-Chenopodion*-Verband besiedelt noch in Fragmenten den Standort (*Polygonum hydropiper, Chrysanthemum inodorum, Bidens tripartitus* etc.)

An den Bördchen der Gräben ist infolge der Blütezeit von *Myosurus, Montia, Veronica acinifolia* usw. ein Frühsommeraspekt zu beobachten, der allerdings durch das aufschiessende Getreide oft verschleiert wird (*Alsine segetalis-Juncus capitatus*-Fazies), während in den Gräben selbst das lang stagnierende Wasser das Zustandekommen dieses Frühsommeraspektes verunmöglicht (*Peplis portula-* und *Juncus bufonius-Peplis portula*-Fazies). Infolge der raschen Entfaltung der Pflanzen wird sowohl in den Gräben als auch auf den nassen Stoppelfeldern nach der Ernte nur ein einziger Aspekt ausgebildet, was dem Verhalten der übrigen Gesellschaften des Verbandes genau entspricht. Die Ausbildung eines Frühsommer-Aspektes stellt dagegen eine Besonderheit des *Centunculo-Anthoceretum* dar, die durch die strenge Periodizität der Getreidekultur bedingt ist.

Oekologie

Der Standort. Nicht etwa das Getreide selbst, sondern die physikalisch-chemische Beschaffenheit des Bodens und besonders seine Wasserverhältnisse sind für die Besiedlung der Ackerböden durch das *Centunculo-Anthoceretum* entscheidend, spielt doch im Haushalt jeder *Nanocyperion*-Gesellschaft die Feuchtigkeit die bedeutendste Rolle. Nur solche vom Menschen in Getreidekultur genommene Böden, die starke Ton- und Lehmbeimischungen aufweisen,

also ständig hohen Wassergehalt besitzen, kommen für die Besiedlung durch das *Centunculo-Anthoceretum* überhaupt in Betracht. Der Wasserkapazität kommt geringere Bedeutung zu, weil nicht eine momentan grosse Wassermenge, sondern eine andauernd gleichmässig hohe Bodenfeuchtigkeit den Ausschlag gibt.

Fig. 5
Luft- und Wassergehalt der Böden von Graben und Innerem des Getreideackers im Verlauf einer Vegetationsperiode

Bei der geringsten Neigung der Ackerflächen verarmt die Assoziation rasch, während umgekehrt die *Secalinion*-Gesellschaft arten- und individuenreicher wird. An einem auch nur um 2 Grad geneigten Hang ist die normale Gesellschaftsausbildung auf die tiefste Stelle des Ackergrabens beschränkt, deren Boden durch angeschwemmte feinste Tonerde fast wasserundurchlässig geworden ist. Diese Mulden bilden den bevorzugten Standort der *Peplis portula*- und der *Juncus bufonius-Peplis portula*-Fazies.

Boden. Die grossen Unterschiede, die sich bezüglich der floristischen Zusammensetzung in den Ausbildungen der Gräben und der

Ackerflächen ergeben haben, sind nicht so sehr in den mikroklimatischen Unterschieden begründet, als besonders im abweichenden Wasserhaushalt des Bodens beider Standorte. Dieser ist an beiden Standorten derselbe, nämlich zäher, plastischer, oberflächlich entkalkter Löss- oder Glaziallehm; dagegen sind die Strukturverhältnisse der beiden Bodenprofile deutlich verschieden. Infolge der intensiven Durchwurzelung durch das Getreide und der Durchwühlung durch Regenwürmer wird der Boden der Ackerflächen fortwährend aufgelockert und trocknet deshalb leichter aus als derjenige des Ackergrabens, dem diese beiden wichtigen Faktoren fehlen. Besonders ausgesprochen ist der Unterschied zwischen Graben und Ackerinnerem im Frühling und Frühsommer, solange das Getreide noch steht, während nach der Getreideernte, besonders aber gegen den etwas regenreicheren Herbst zu, die Unterschiede kleiner werden. Während auf den Ackerflächen die Wurzeltätigkeit des Getreides aufhört, und sich der Boden durch den nun ungehemmt einwirkenden Regen schliesst und verhärtet, ergibt sich in den Ackergräben infolge der Durchwurzelung durch die aufkeimende Hygrophytenvegetation eine wenn auch schwache Auflockerung des Bodens, sodass die Dispersitätsunterschiede zwischen Ackergraben und Ackerinnerem im Herbst nur noch undeutlich sind (s. Tabelle 3 und die dazu gehörige Fig. 5).

Die Luft- bzw. Wasserkapazität macht während der ganzen Vegetationsperiode nur unbedeutende Schwankungen oder Veränderungen durch, während Wasser- und Luftgehalt ausserordentlich stark schwanken und sich zudem in Graben und Ackerinnerem in charakteristischer Weise unterscheiden. Der Verlauf der sich ergebenden Kurven ist in Fig. 5 dargestellt. Die bis in den Sommer hinein erfolgende Abnahme des Wassergehaltes und die damit korrespondierende Zunahme des Luftgehaltes tritt sehr deutlich hervor, ebenso das Ansteigen bzw. Fallen der Werte gegen den Herbst zu. Die Unterschiede zwischen Graben und Innerem im Gehalt an Luft und Wasser sind im Frühling sehr gross (ca. 10—12 %), im Herbst dagegen gleichen sie sich aus und betragen nur noch ca. 5 %. Die Bodenproben von Tabelle 3 stammen von Getreideäckern des Sundgaus (Altkirch-Dammerkirch-Delle).

Bodenprofil. Das typische Profil des *Centunculo-Anthoceretum* ist ein Gleyprofil, dem der A-Horizont so gut wie ganz fehlt. Diese

Tabelle 3

Luft- und Wassergehalt der Böden von Graben und Innerem des Getreideackers im Verlauf einer Vegetationsperiode

Teilstandort im Getreideacker	Datum	Luftgehalt	Luftkapazität	Wassergehalt	Wasserkapazität	feste Bestandteile
Graben . .	12. 4. 35.	2,2	1,0	50,7	51,9	47,1
Inneres . .		13.8	2,7	39,2	50,8	47,0
Graben . .	4. 6. 35.	6,5	1,8	46,2	50,9	47,3
Inneres . .		16,2	2,0	35,8	50,0	48,0
Graben . .	26. 6. 35.	11,0	1,9	40,6	49,7	48,5
Inneres . .		20,2	1,9	31,2	49,5	48,6
Graben . .	16. 7. 35.	21,8	1,8	29,2	49,2	49,0
Inneres . .		33,9	2,1	17,8	49,6	48,3
Graben . .	11. 9. 35.	15,1	1,6	35,1	48,6	49,8
Inneres . .		21,3	1,8	30,2	49,7	48,5
Graben . .		—	1,6	—	50,1	48,3
Inneres . .	Mittel	—	2,1	—	49,7	48.1

ephemere *Nanocyperion*-Gesellschaft vermag mit ihren 90 % Einjährigen und einer nur 2—3 Monate dauernden Vegetationszeit den Boden nicht wesentlich zu beeinflussen, weshalb in ihrem Bodenprofil jegliche biogene Schicht fehlt und nur der blosse Gleyboden vorliegt. Solche Böden stellen von Vegetation völlig unbeeinflusstes Neuland dar und weisen darum auch kein eigentliches Profil im bodenkundlichen Sinne auf. Vegetationskundlich müssen sie jedoch trotzdem als Profile betrachtet werden, nämlich als Anfangsprofile, die erst im Entstehen begriffen sind (vgl. auch p. 22 und p. 40). Genau wie die primitiv organisierten Assoziationen in soziologisch-struktureller Beziehung Anfangsstadien des sich im Laufe der Sukzession entwickelnden und sich steigernden Gesellschaftsgefüges darstellen, genau so verhalten sich diese noch undifferenzierten Anfangsprofile zu den kompliziert strukturierten Bodenprofilen von Waldgesellschaften.

Das typische Gleyprofil bildet sich aber nur im Ackergraben voll aus. Dabei ist es interessant zu beobachten, wie rasch sich in den verhältnismässig intensiv bearbeiteten Ackerböden das Gleyprofil einstellt resp. regeneriert. Im Herbst wird der Acker umgepflügt, geeggt und frisch angesät und ruht den Winter über. Bereits im Spätherbst, also nach kaum 2 Monaten, sind, allerdings nur in den Gräben, leichte Gleybildungen nachzuweisen. Im Frühling des näch-

sten Jahres ist im Ackergraben schon ein ausgesprochenes Gleyprofil zu erkennen, indem zahlreiche Rost- und Reduktionsflecken vorhanden sind, während solche im Ackerinnern fehlen. Der Unterschied ist dadurch bedingt, dass im Ackergraben die Durchwurzelung durch das Getreide fehlt, während sie im Ackerinnern sehr intensiv ist. Dies kommt an den beiden Standorten im Gehalt des Bodens an Luft und Wasser deutlich zum Ausdruck (2,2 bzw. 13,8 % Luft und 50,7 bzw. 39,2 % Wasser).

Noch im Herbst sind die Unterschiede zwischen Graben und Ackerinnerem sehr ausgesprochen, was folgende am 11. September 1935 auf einem Stoppelacker bei Dammerkirch (Sundgau) entnommenen Profile belegen mögen:

Tabelle 4

Centunculo-Anthoceretum: Bodenprofil im Graben und im Innern eines Getreideackers

	Graben		Inneres	
Bodentiefe	Farbe, Struktur	pH	Farbe, Struktur	pH
± 0 cm	hell graugelb, leicht plastisch, Einzelkorn mit feinen rostbraunen Tupfen	6,21	dunkel graubraun. etwas krümelig bis schwach plastisch .	5,89
5 cm	leuchtend rötlichgelb stark plastisch-tonig m. rostbraunen Tupfen	5,31	wie oben ohne Unterschied .	5,84
10 cm	rötlichgelb m. rostbraunen Tupfen, stark plastisch-tonig . . .	5,21	wie oben ohne Unterschied .	5,88
20 cm	bläulichgrau, mit grossen, rostbraunen Tupfen, schlickig-nass	5,08	hell graubraun, leicht plastisch	5,48

Nicht nur in der Farbe und der Struktur des Bodens ergibt sich ein deutlicher Unterschied zwischen beiden Teilstandorten, sondern auch in der Bodenreaktion, indem die Oberflächenschicht im Ackerinnern deutlich saurer ist als im Graben. Mit zunehmender Tiefe nimmt der Säuregrad in beiden Profilen zu, im Graben sogar um mehr als eine pH-Einheit.

Bei den von mir gemessenen Bodenproben, welche stets nur in 0—1 cm Tiefe entnommen wurden, schwankt das pH im Frühling (April) zwischen 5,6 und 6,65 (Mittel 6,00) und im Herbst (September) zwischen 5,8 und 6,8 (Mittel 6,44).

Auch die *Infiltrationsversuche* (s. Fig. 6) beleuchten den grossen Unterschied zwischen Ackergraben und Ackerflächen in Bezug auf die edaphischen Verhältnisse. Die 1½- bis 2-stündigen Infiltrationszeiten (100 cm^3 Wasser auf 37,5 cm^2 Zylinderquerschnitt), die für den gut durchwurzelten Boden des Innern der Getreide-

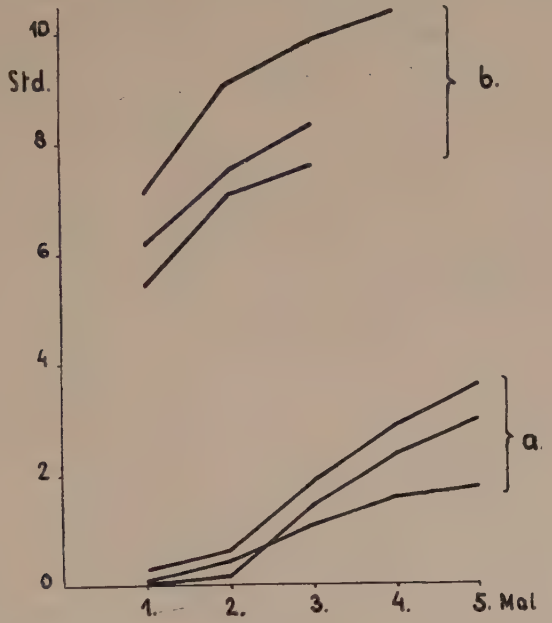


Fig. 6
Infiltrationsversuche in einem Getreidefeld vom 24./25. Juli 1935
a) im Ackerinnern b) im Ackergraben

felder gefunden wurden, stehen den 8—11 Stunden gegenüber, die sich für den Graben ergeben haben. Der extremste Wert, den ich für die Einsickerung von 100 cm^3 Wasser in einem Ackergraben erhielt, betrug volle 37½ Stunden ! !, was einem Stagnieren des Wassers an dem betreffenden Standort gleichkommt.

Mikroklimatisches. Während die Vegetationsperiode der Bestände in den Ackergräben schon anfangs August abgeschlossen ist, beginnt sie auf den Stoppelfeldern erst um diese Zeit. Erst nach dem Entfernen der Getreideschicht fängt die lichtbedürftige *Nanocyperion*-Assoziation an, sich zu entfalten.

Um die ökologischen Ursachen der Verschiedenheit der beiden

Entwicklungszyklen der Ausbildungen in den Gräben und auf den Ackerflächen festzustellen, wurden von mir einige mikroklimatische Messungen über den Einfluss des Getreides auf das Mikroklima ausgeführt, und zwar stets gleichzeitig auf bewachsenem und auf nacktem Boden. Fig. 7 zeigt links die Ergebnisse vom 26. Juni und rechts diejenigen vom 24. Juli 1935, und zwar jeweilen die Parallelmessungen im Weizenfeld und auf nacktem Boden. Ende Juni blühte eben der Weizen, die Blätter waren satt grün und liessen nur wenig Licht bis auf den Boden gelangen (46 000 Lux auf nacktem Boden und nur 2500 Lux im Getreidefeld). Der Unterschied der Temperaturen von Boden und Luft zwischen Getreidefeld und nacktem Boden ist sehr gross, ebenso derjenige der relativen Luftfeuchtigkeit und der Verdunstung. Dieser wird durch die schattenspendenden und verdunstungshemmenden Halme und Blätter des Getreides verursacht. Ende Juli waren die Blätter verdorrt und gelblich geworden, das Verhältnis des maximal einfallenden Lichtes zu dem am Boden des Getreidefeldes gemessenen betrug ¼, gegenüber $^1/_{18}$ im Juni. Die Unterschiede zwischen nacktem Boden und Getreidefeld sind in Bezug auf Temperatur, Feuchtigkeit und besonders auf Verdunstung lange nicht mehr so gross wie im Juni, alles hauptsächlich zufolge der Steigerung der Lichtintensität.

Diese Resultate stehen mit den Beobachtungen über die Keimungszeiten im Getreidefeld sehr schön im Einklang. Noch im Juni sucht man im Ackerinnern vergeblich nach Keimpflänzchen der *Nanocyperion*-Arten, während Ende Juli bereits viele gekeimt haben und mit der Entfaltung ihrer Blüten nur auf den Zeitpunkt der totalen Belichtung warten, die infolge der Ernte meist anfangs August erfolgt. Die Kurven in Fig. 7 belegen ferner zahlenmässig den durch die Beschattung verursachten entwicklungshemmenden Einfluss des Getreides auf die *Nanocyperion*-Gesellschaft.

Lichtbedürfnis. Das *Centunculo-Anthoceretum* ist extrem lichtbedürftig. Darum verhindern die schattenspendenden Getreidehalme trotz ihrer verdunstungshemmenden Wirkung die normale Entfaltung dieser *Nanocyperion*-Gesellschaft. Nicht nur infolge ihrer grösseren Feuchtigkeit, sondern auch ihrer intensiven Belichtung wegen bilden die Gräben und Ränder der Getreidefelder die bevorzugten Standorte des *Centunculo-Anthoceretum*. Das Lichtbedürfnis ist so gross, dass nur diejenigen Getreideackergräben,

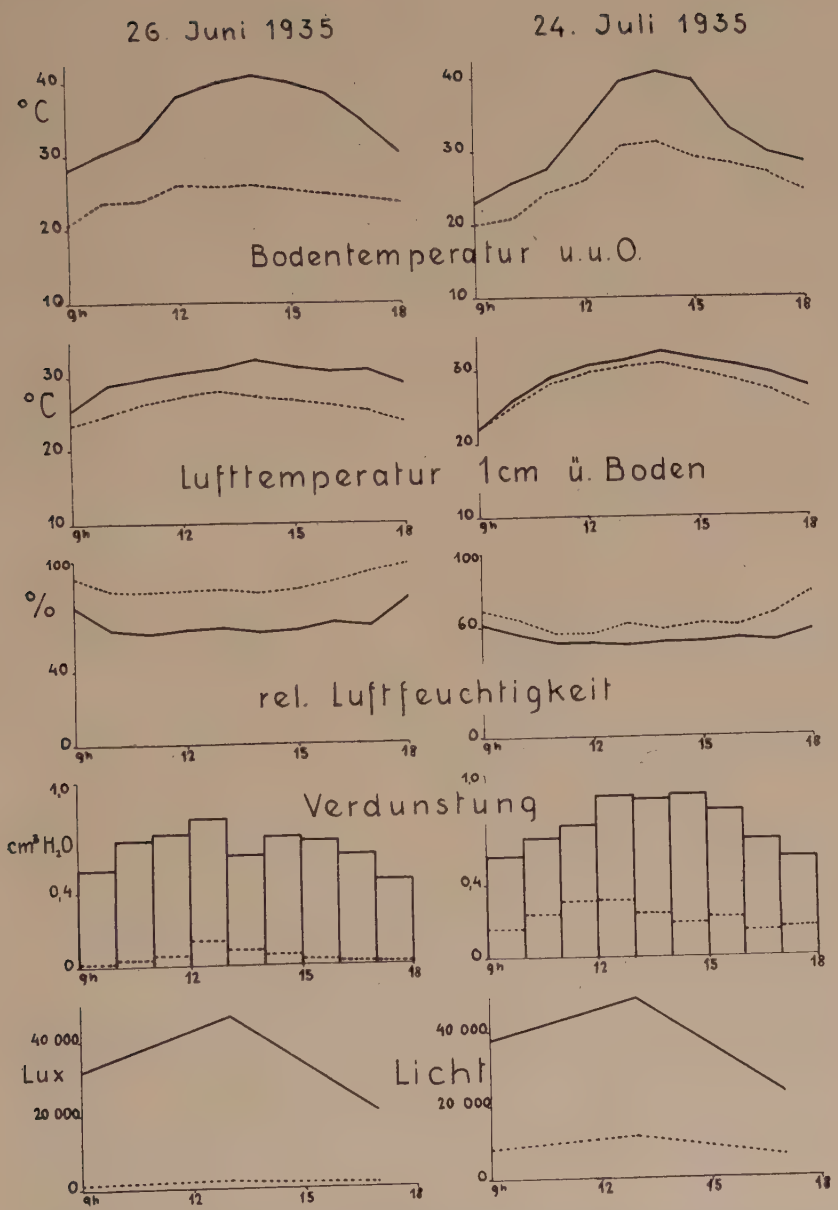


Fig. 7.

Unterschied im Mikroklima zwischen Getreidefeld und nacktem Boden
(u. u. O. = unmittelbar unter der Oberfläche)

..... Getreidefeld ——— nackter Boden

welche an Mähwiesen oder Hackfruchtkulturen anstossen, schon vor der Getreideernte voll entfaltete Bestände des *Centunculo-Anthoceretum* tragen, während die zwischen zwei Getreidefeldern liegenden infolge der beidseitigen Beschattung sich genau gleich verhalten wie die Ackerflächen selbst. Dort setzt die Entwicklung der *Nanocyperion*-Gesellschaft erst nach der Getreideernte, d. h. nach dem Entfernen der hemmenden Oberschicht ein.

Einfluss der menschlichen Eingriffe auf den Entwicklungsgang des Centunculo-Anthoceretum

Der grosse Therophytenreichtum und die geringe Organisationshöhe der *Nanocyperion*-Gesellschaften haben zur Folge, dass diese äusserst konkurrenzschwach sind. Sie können sich im Hemikryptophytenklima Mitteleuropas nicht mit eigenen Konkurrenzmitteln eine Besiedlungsmöglichkeit schaffen oder einen einmal bewohnten Standort über Jahre hinaus halten, vielleicht mit Ausnahme des *Cyperetum flavescentis juncetosum compressi*. Stets ist ein Eingriff nötig, der die hemikryptophytische Einwanderung zerstört und verunmöglicht, sei es alljährlich sich wiederholende Ueberflutung, sei es Betreten, Holzschleifen oder Umpflügen des Bodens, wodurch ein nackter Standort geschaffen wird. — Die einzigen Konkurrenzmittel der *Nanocyperion*-Gesellschaften sind äusserst rasche Entfaltung und kurze Vegetationsdauer, wozu ein auffallendes Vorherrschen der förderlichsten Verbreitungsweise, der Anemochorie, tritt (*Centunculo-Anthoceretum* mit 94 % Anemochoren!).

Wir haben also weder bei dem «ursprünglichen» *Cicendietum* und *Eleocharetum*, noch bei dem «anthropogenen» *Centunculo-Anthoceretum* und *Cyperetum flavescentis* natürliche Verhältnisse im Sinne der normalen Vegetationsentwicklung vor uns. Darum müssen, wenn der gesamte Haushalt der *Nanocyperion*-Gesellschaften klar erfasst werden soll, diese Eingriffe in ihre Standorte zuerst in ihrer ganzen ökologischen Bedeutung studiert werden.

Am schwierigsten gestaltet sich die Erfassung der ökologischen Verhältnisse beim *Centunculo-Anthoceretum*, dessen Standorte ausschliesslich durch den Menschen geschaffen werden, und wo die zahlreichen Einwirkungen der menschlichen Getreidekultur ebenso zahlreiche Veränderungen und Reaktionen im Haushalt und damit in der floristischen Zusammensetzung und der Struktur der Gesell-

schaft hervorrufen müssen. Das alljährliche Umpflügen der Getreidecäcker stellt das Gegenstück zur alljährlichen Ueberflutung der Standorte von *Cicendietum* und *Eleocharetum* dar.

Selbstverständlich kommen nur solche Böden für die Besiedlung in Betracht, deren physikalisch-chemische Eigenschaften den ökologischen Anforderungen des *Centunculo-Anthoceretum* entsprechen. Korngrössen, Gehalt und Kapazität an Wasser und Luft, Kalkgehalt und pH etc. müssen in richtigem Verhältnis vorhanden sein. Schon die Aenderung eines einzigen der genannten Faktoren kann das Aufkommen der Gesellschaft unmöglich machen.

Die Eingriffe des Menschen in den Haushalt dieser von ihm provozierten, aber unerwünschten «Unkrautgesellschaft» sind mannigfacher Natur. Der normale Zyklus der Bodenbearbeitung und der Getreidekultur ist für die Entwicklung des *Centunculo-Anthoceretum* am günstigsten. Er verläuft folgendermassen:

Im Herbst wird der brachliegende Stoppelacker umgepflügt, geeggt und angesät; im Frühling muss die junge, meist zu dicht stehende Saat geeggt und gewalzt werden, im Hochsommer wird das reife Getreide geschnitten und der Stoppelacker bis in den Herbst hinein wiederum brach liegen gelassen.

Im Nachfolgenden sollen diese menschlichen Eingriffe, die oft grossen Schwankungen unterliegen, in ihrer Einwirkung auf den Ablauf der Entwicklung und den Haushalt des *Centunculo-Anthoceretum* untersucht werden.

Wird ein Acker z. B. durch Umpflügen einer Mähwiese neu aufgetan, so entwickelt sich schon im ersten Jahr der Bestand des *Centunculo-Anthoceretum* optimal, wenn die edaphischen Faktoren günstig sind. Eine nur langsame Ansiedlung der charakteristischen Arten, d. h. eine Entwicklung, die sich über mehrere Jahre erstreckt, also eine fragmentarische Ausbildung im ersten und eine vollkommenere in den folgenden Jahren, konnte nirgends festgestellt werden. Diese ephemere Pioniergesellschaft muss sich eben ihren Standort nicht (wie beispielsweise eine Waldgesellschaft) durch irgendwelche Bodenveränderungen erst herrichten, wobei sich die vollständige charakteristische Artenkombination erst nach abgeschlossener Bodenbeeinflussung einzustellen vermag. Vielmehr findet diese Gesellschaft den Standort entweder ihren Ansprüchen

entsprechend vor, dann erfolgt sofortige Besiedlung, oder die edaphischen Faktoren sind anders geartet, und dann bleibt der Standort dem *Centunculo-Anthoceretum* verschlossen.

Der Ausdruck «Pioniergesellschaft» ist deshalb nur bedingt richtig, weil die Vegetationsentwicklung und damit die Bodenbeeinflussung bereits einmal beendigt war; denn diese Lösslehmböden haben in prähistorischer Zeit gewiss schon Klimaxwald getragen. Durch das Roden und Bebauen dieser Standorte wurde aber die Klimaxvegetation zerstört, während das Klimaxprofil sich in den tieferen Teilen des Bodens wohl bis heute erhalten hat. Die wiederum einsetzende Vegetationsentwicklung ist somit keine primäre, sondern stellt lediglich einen Wettlauf verschiedener Assoziationen nach dem nackten Standort dar und ist ausschliesslich eine Frage der Einwanderungsgeschwindigkeit.

Ferner kann aus der Tatsache, dass sich die überhaupt mögliche Artenkombination schon im ersten Jahr der Besiedlung vollständig entfaltet, auf die ausserordentlich grosse und umfassende Samenstreuung geschlossen werden. Die Samen der *Centunculo-Anthoceretum*-Arten keimen wohl zu Tausenden auch in den Wiesen und in den Hackfruchtkulturen; in den Wiesen gehen sie offenbar aus Licht- und Raummangel zugrunde, in den viel später im Jahr bestellten, wiederholt bearbeiteten Hackfruchtkulturen werden sie durch Jäten und Hacken vernichtet.

Grossen Einfluss auf den normalen Entwicklungsablauf des *Centunculo-Anthoceretum* übt der Zeitpunkt der Aussaat des Getreides aus, weil von diesem Moment ab der Boden der Saatfelder im grossen und ganzen ruht. Die Winterfrucht wird im Herbst, die Sommerfrucht im Frühling gesät. Da die meisten Charakterarten des *Centunculo-Anthoceretum* echte Therophyten sind, den Winter als Samen überdauern und erst im Frühling keimen, fällt ihre Entwicklung auch in den Aeckern mit Sommerfrucht in die Zeit nach der Bodenbearbeitung und nach der Aussaat im Frühling. Indessen kann sich in solchen Aeckern kein Frühsommeraspekt mit *Myosurus*, *Veronica acinifolia* etc. ausbilden, weil die genannten Arten schon im Herbst keimen und als kleine Rosettchen überwintern. Ein solcher Frühsommeraspekt beschränkt sich darum auf Aecker mit Winterfrucht. — Im Spätsommer und Herbst sieht man aber den

Beständen des *Centunculo-Anthoceretum* kaum mehr an, ob sie sich auf Aeckern mit Sommer- oder mit Winterfrucht entwickelt haben.

Noch wichtiger ist der Zeitpunkt des Umpflügens der Stoppelfelder. Noch vor etwa 30—40 Jahren wurden die Stoppelfelder fast regelmässig ein Jahr brach liegen gelassen. Dass dies der Entwicklung des *Centunculo-Anthoceretum* förderlich war, konnte ich an den wenigen heute noch vorkommenden Brachäckern bestätigen. Auf diesen Brachen vermögen stets alle Arten ihre Samen im Herbst auszureifen und auszustreuen, die Bestände entwickeln sich auch im Brachjahr in den nassen Gräben und Furchen nochmals sehr gut, weil die Einwanderung der mehrjährigen Arten erst in den Anfängen steckt. Heutzutage trifft man nur noch äusserst selten einen Brachacker. Vielfach wird sogar unmittelbar nach der Getreideernte der Acker etwa 10 cm tief umgepflügt (um, wie der Bauer sagt, das Vergrasen zu verhindern), wodurch der Stoppelacker für das *Centunculo-Anthoceretum* als Standort verloren geht. Nur die Gesellschaftsausbildungen in den Gräben, die mit ihrer Entfaltung schon im Mai beginnen konnten, vermögen ihre Vegetationsperiode noch abzuschliessen, so dass wenigstens die Erhaltung der Gesellschaft gesichert ist.

Auch die Art des Pflügens, des Eggens und Walzens ist für die Besiedlungsmöglichkeit des *Centunculo-Anthoceretum* von Bedeutung. Auf den feuchten Aeckern, die einen guten, aber schweren lehmigen Boden aufweisen, wird mit dem Pflügen meist in der Mitte begonnen. Dabei werden die Ackerschollen von beiden Seiten her gegen die Mitte umgewendet, was eine Abdachung der Ackerflächen von der Mitte her nach beiden Seiten zur Folge hat und seitlich tiefe Gräben entstehen lässt. Während diese breiten Ackergräben für die Entfaltung des *Centunculo-Anthoceretum* sehr günstig sind, können die geneigten Ackerflächen nur in feuchteren Jahren nach der Ernte von ihm besiedelt werden.

Das Eggen im Frühling lockert den Boden und beschleunigt die Austrocknung, was für das Getreide und die *Secalinion*-Gesellschaft sehr förderlich ist, nicht aber für die *Nanocyperion*-Assoziation.

Das Walzen hat dagegen gerade die umgekehrte Wirkung; die Bestände des *Centunculo-Anthoceretum* sind nämlich auf gewalzten Aeckern stets besser ausgebildet als auf ungewalzten. Durch das

Walzen wird eben der Boden zusammengepresst, resp. geknetet, die ohnehin geringe Porosität des Lösslehmes wird dadurch weiter vermindert, sein ständiger Wassergehalt aber erhöht, wodurch die Entkalkung und Verlehmung wesentlich gefördert wird. Während echter Löss Krümelstruktur besitzt, weist der gewalzte Lösslehm Einzelkornstruktur auf; er ist dichter, undurchlässiger und plastischer geworden (Scheidig 1934, p. 93). Die Verlehmung des Lösses wird also durch den Knetprozess, den der Ackerbau zur Folge hat, sehr gefördert, wozu nicht nur das Walzen, sondern auch das Umpflügen, Begehen und Befahren des Ackerbodens wesentlich beiträgt. Durch all das wird die Entwicklung des *Centunculo-Anthoceretum* wesentlich begünstigt. Vom Standpunkt des Getreidebauern sollte demnach das Walzen nach Möglichkeit unterlassen werden, weil der Boden dieser Lösslehmäcker in Durchschnittsjahren für das Getreide eher etwas zu feucht ist.

Wenn der Boden der Stoppelfelder nach der Getreideernte ruhen gelassen wird, verhärtet ihn der Regen, was zusammen mit dem Aufhören der Wurzeltätigkeit des Getreides die Porosität und damit allerdings auch die Wasserkapazität stark herabmindert. Dadurch wird der Wassergehalt erhöht, was den zahlreichen Moosen und hygrophytischen Zwergpflänzchen der *Sagina procumbens-Hypericum humifusum*-Fazies auf den Ackerflächen die Entfaltung ermöglicht. — Der festgedrückte Boden aber setzt, besonders wenn er ganz ausgetrocknet ist, dem Pflug im Herbst wesentlich grösseren Widerstand entgegen als die noch lockere Erde unmittelbar nach der Getreideernte. Das ist mit ein Grund dafür, dass die Aecker oft gleich nach dem Schnitt oberflächlich umgepflügt werden.

Wie auf S. 74 ausgeführt wurde, ist auch der Einfluss der Getreideernte sehr bedeutend, weil nicht nur der Standort des *Centunculo-Anthoceretum*, insbesondere die Dispersität des Bodens, durch die nun direkt einwirkenden Faktoren wie Regen und Verdunstung, von Grund auf verändert wird, sondern weil die plötzlich einsetzende Erhöhung der Lichtintensität auch die Entfaltung der extrem lichtbedürftigen *Nanocyperion*-Gesellschaft ermöglicht. Die Vitalität aller Arten wird durch die Mahd mächtig entfaltet. Viele unterliegen grossen Soziabilitätsveränderungen, und die Verschiebungen im Deckungsgrad sind mitunter sehr auffallend. Wäh-

Phot. E. Spaar

Abb. 5. **Centunculo-Anthoceretum punctati.**
Plantago intermedia-Subfazies der Sagina procumbens-Hypericum humifusum-Fazies. Erkennbar sind Plantago intermedia, Gnaphalium uliginosum, Hypericum humifusum, Gypsophila muralis, Chrysanthemum inodorum usw. Dammerkirch, Elsass (Dép. Haute Rhin, France), Ende September 1935.

Abb. 6. Phot. E. Spaar
Stoppelacker. Panico-Chenopodietum polyspermi löst Centunculo-Anthoceretum punctati ab. Erkennbar sind Gnaphalium uliginosum, Gypsophila muralis, Polygonum hydropiper, Chrysanthemum inodorum, Sonchus oleraceus, Crepis capillaris etc. — Dammerkirch, Elsass (Dép. Haut-Rhin, France), Ende September 1935.

rend nämlich z. B. *Polygonum aviculare*, *Sagina procumbens* oder *Hypericum humifusum* im Getreidefeld als aufrechte, magere Einzelpflänzchen den geringsten Soziabilitätsgrad aufweisen und zur Dekkung des Bodens unwesentlich beitragen, erreichen diese Arten — und mit ihnen noch viele andere — auf den Stoppelfeldern nicht nur physiognomisch, sondern auch strukturell grosse Bedeutung, indem sie in gewissen faziellen Ausbildungen Soziabilitätsgrad 3 oder sogar 4 erreichen und dementsprechend grosse Flächen dekken (s. auch p. 64).

Die Tatsache, dass die lichtabschirmenden Getreidehalme auf die Entfaltung des *Centunculo-Anthoceretum* hemmend wirken, wird durch die Beobachtungen, welche bei vorzeitigem Mähen des Getreides zu Grünfutter gemacht wurden, weiter erhärtet. Auf solchen Aeckern entfalten sich die Arten der *Nanocyperion*-Gesellschaft entsprechend früher und beweisen damit, dass sie nur auf den Moment der starken Belichtung warten, um zur Entfaltung zu gelangen.

Die oft durchgeführte Einsaat von Klee zwischen das Getreide gebietet auf den Stoppeläckern der *Nanocyperion*-Gesellschaft infolge der Beschattung durch die aufsprossenden Kleepflanzen ziemlich unvermittelt Halt, weil auf den Getreidefeldern ihre Höchstentfaltung erst Mitte September erreicht wird, zu einer Zeit also, zu welcher der ausgesäte Klee bereits die ganze Fläche bedeckt.

Die Verbesserung der Reinigungsmöglichkeiten der Getreidesaat, resp. der Körner, ist der *Nanocyperion*-Gesellschaft nicht nachteilig, während die grossamigen Arten der *Secalinion*-Gesellschaft infolge der Reinigung des Saatgutes vielfach stark zurückgehen. So nehmen z. B. *Centaurea cyanus* und *Agrostemma*, die verschiedenen *Vicia*- und *Lathyrus*-Arten etc. in neuerer Zeit als Ackerunkräuter an Häufigkeit deutlich ab. Die gesteigerte Intensität der Getreidekultur vermag also das Vorkommen und die Verbreitung des *Centunculo-Anthoceretum* nicht wesentlich zu beeinträchtigen.

Nur ein menschlicher Eingriff kann das Vorkommen des *Centunculo-Anthoceretum* entscheidend gefährden und eindämmen, nämlich das in neuerer Zeit so häufig durchgeführte Drainieren grosser Wiesen- und Ackerkomplexe durch Gräben und Röhrenleitungen. Dadurch verarmen die Bestände rasch und werden nur noch fragmentarisch und äusserst locker ausgebildet. Es ist für die

Zugehörigkeit des *Centunculo-Anthoceretum* zum extrem hygrophilen *Nanocyperion*-Verband bezeichnend, dass gerade dieser den raschen Abfluss des Wassers bedingende Eingriff es am stärksten bedroht.

Blüten- und Verbreitungsbiologisches

Das *Centunculo-Anthoceretum* nimmt innerhalb des Verbandes in biologischer Hinsicht eine Sonderstellung ein, da es den trockensten Standort aller *Nanocyperion*-Gesellschaften besiedelt. Dies macht sich besonders bei den Verbreitungs- und Darbietungstypen seiner Vertreter stark bemerkbar, indem die xerophilen Anpassungen wesentlich zahlreicher sind als bei den übrigen Assoziationen des Verbandes, ohne dass aber z. B. die Hygrochasie ganz verschwunden wäre.

Die kurze Vegetationsperiode, welche dem *Centunculo-Anthoceretum* besonders auf den Stoppeläckern zur Verfügung steht, verlangt von den besiedelnden Arten äusserst rasche Entfaltung und beschleunigtes Fruchten ohne Zeit- oder Stoffverschwendung. Hiefür ist der allgemeine Zwergwuchs aller Individuen bei unverminderter Blüten- und Samenproduktion Zeuge.

Die eng gesteckten Grenzen der Vegetationsperiode können auch bei ungünstiger Witterung nicht überschritten werden. Das häufige Ausbleiben des Insektenbesuches bildet für den normalen Entwicklungsablauf kein Hindernis, da bei fast allen Arten (95 %) Einrichtungen für spontane Selbstbestäubung vorhanden sind, die bei ausbleibender Fremdbestäubung regelmässig funktionieren. Der Insektenbesuch ist auf den blütenarmen Stoppelfeldern ohnehin gering, was in der Kleinheit und Unscheinbarkeit der meisten Blüten der *Centunculo-Anthoceretum*-Arten seinen Grund hat (z. B. *Myosurus minimus*, *Montia minor*, *Centunculus minimus*, *Peplis portula*, *Sagina ciliata*, *S. apetala* und *S. procumbens*, *Alsine segetalis*, *Radiola linoides* etc.). Diese Kleinheit und Unscheinbarkeit der Blüten fast aller Charakterarten des *Centunculo-Anthoceretum* darf vielleicht als direkte Auswirkung der kurzen Vegetationsperiode resp. als eine durch diese vollzogene Auswahl gedeutet werden. Erstere fällt ja vielfach mit schlechter Witterung zusammen, bei welcher sich das *Centunculo-Anthoceretum* gerade am besten entwickelt.

Die ungünstige Witterung verhindert übrigens auch oft das Oeffnen der Blüten, so dass sie sich pseudokleistogam befruchten

müssen. Solche fakultativ pseudokleistogame Blüten wurden beobachtet bei *Centunculus*, *Peplis*, *Hypericum humifusum*, den drei *Sagina*-Arten, *Alsine segetalis*, *Spergularia rubra*, *Montia minor*, *Veronica serpyllifolia* und *V. acinifolia*. Rein kleistogame Blüten sind von folgenden Arten bekannt: *Juncus bufonius* und *J. capitatus*, *Centunculus minimus*, *Polygonum aviculare* und *P. hydropiper* (siehe Knuth 1898, p. 67 ff. und Hansgirg 1891, p. 75).

Die herrschende Lebensform im biologischen Spektrum des *Centunculo-Anthoceretum* ist der aufrechte Therophyt (70 %). Was P. Müller (1933, p. 453) für die Garigue-Flora zeigen konnte, wird hier auch für eine soziologisch weit enger gefasste Einheit, für die Assoziation, bestätigt, nämlich das starke Vorherrschen der Anemochorie unter den Therophyten, speziell unter den Therophyta erecta. Von den 90 % Einjährigen sind mehr als $^{9}/_{10}$ anemochor, und zwar gehören $^{8}/_{10}$ zu den Körnchenfliegern und $^{1}/_{10}$ zu den Schwebern. Diese grosse Zahl von Anemochoren ist bezeichnend für den offenen, nur dünn bewachsenen Standort der Stoppeläcker, wie übrigens für die Standorte aller *Nanocyperion*-Assoziationen.

Während aber im ariden Gebiet der Garigue bei etwa einem Drittel der Einjährigen verbreitungshemmende Einrichtungen festzustellen sind, treten solche beim hygrophilen *Centunculo-Anthoceretum* fast ganz zurück, nur *Plantago intermedia* weist Schleimabsonderung auf.

Die für den *Nanocyperion*-Verband charakteristische Hygrochasie tritt auch bei einigen Arten des *Centunculo-Anthoceretum* auf, allerdings in einer etwas abgeänderten Form der Darbietung: nämlich als sog. Ombrohydrochorie (Müller P. 1936, p. 181 f.), so bei *Veronica acinifolia*, *V. serpyllifolia*, *V. arvensis*, *V. scutellata* und *Prunella vulgaris*.

Für einige Arten darf wohl auch Ornithochorie angenommen werden, z. B. für *Peplis portula*, *Myosurus minimus*, *Isolepis setacea*, *Montia minor*, *Lythrum hyssopifolia* etc. Diese Arten zeichnen sich im *Centunculo-Anthoceretum* durch ausgesprochen sporadisches Auftreten und disjunkte Verbreitung aus und sind am häufigsten in den feuchten Ausbildungen der *Peplis portula*- und der *Juncus bufonius-Peplis portula*-Fazies anzutreffen, deren Standorte mit ihrem lang stagnierenden Wasser im Frühling ziehenden Wasservögeln als Rastplätze dienen können (s. auch p. 41 f.).

Sukzession

Die vom *Centunculo-Anthoceretum* ausgehende Sukzession ist nur selten zu beobachten, indem die einmal in Kultur genommenen Böden, die überhaupt ein *Centunculo-Anthoceretum* tragen können, nur in seltenen Ausnahmefällen sich selbst überlassen werden. Zudem wird infolge der zahlreichen Eingriffe des Menschen gerade die Sukzession auf den Stoppelfeldern sehr oft verwischt und undeutlich gemacht. Auch erschwert die reiche Faziesbildung beim *Centunculo-Anthoceretum* und seinen Folgegesellschaften die richtige Deutung der sich abspielenden Veränderungen noch erheblich. Es ist darum nicht verwunderlich, dass manche Autoren das *Centunculo-Anthoceretum* als Herbstaspekt der *Secalinion*-Gesellschaft angesprochen haben. Dass davon keine Rede sein kann, ist bereits auf S. 56—63 auseinandergesetzt worden.

Während bei längerem Trockenliegen der Standorte des *Eleocharetum* und des *Cicendietum* sich das *Bidentetum tripartiti* einstellt, ist es auf den Stoppelfeldern und in den feuchten Gräben der Getreideäcker das *Panico-Chenopodietum polyspermi*, das im Herbst das *Centunculo-Anthoceretum* ablöst (s. Abb. 6). Dass es sich dabei nicht um einen definitiven Sukzessionsschritt handelt, wurde auf S. 25 f. auseinandergesetzt. Die in folgender Tabelle 5 enthaltenen vier Aufnahmen zeigen die auf den Stoppelfeldern im Herbst erfolgende Ablösung des *Centunculo-Anthoceretum* durch die *Polygono-Chenopodion*-Gesellschaft.

Tabelle 5

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4
Datum der Aufnahme	16. 9. 32	27. 9. 34	23. 9. 35	20. 9. 35
Grösse der Aufnahmefläche in m²	200	150	300	200
Arten des Centunculo-Anthoceretum:				
Aisine segetalis	—	—	+ . 1	+
Sagina apetala	+ . 1	1 . 2	—	1 . 2
Sagina ciliata	+	1 . 2	1 . 1	+
Gypsophila muralis	1 . 1	1 . 1	2 . 1	1 . 1
Gnaphalium uliginosum	2 . 1	1 . 1	2 . 1	2 . 1
Centunculus minimus	1 . 1	+	1 . 1	1 . 1
Plantago intermedia	1 . 1	1 . 1	2 . 1	1 . 1
Hypericum humifusum	2 . 2	+	2 . 2	2 . 2
Panicum ischaemum	1 . 2	—	—	+
Juncus bufonius	1 . 2	+	1 . 1	1 . 2
Sagina procumbens	2 . 2	2 . 2	2 . 2	3 . 2
Veronica serpyllifolia	1 . 2	+ . 2	+	+
Prunella vulgaris	1 . 2	—	+	—

Tabelle 5 (Fortsetzung)

Nr. der Aufnahme	1	2	3	4
Datum der Aufnahme	16. 9. 32	27. 9. 34	23. 9. 35	20. 9. 35
Grösse der Aufnahmefläche in m²	200	150	300	200
Agrostis alba v. prorepens	2 . 2	2 . 2	2 . 2	+
Anthoceros levis	+	2 . 1	1 . 2	2 . 2
Anthoceros punctatus	—	+	2 . 2	2 . 2
Riccia sp.	1 . 2	2 . 2	2 . 2	2 . 2
Laubmoose	2 . 3	2 . 2	3 . 3	3 . 3
Arten des Panico-Chenopodietum:				
Polygonum hydropiper	3 . 2	3 . 2	3 . 3	3 . 2
Polygonum persicaria	1 . 1	+	1 . 2	2 . 2
Polygonum lapathifolium	2 . 1	2 . 2	—	1 . 1
Polygonum aviculare	3 . 3	—	1 . 2	1 . 2
Sonchus asper	—	1 . 1	2 . 2	—
Sonchus oleraceus	2 . 1	1 . 1	1 . 2	1 . 1
Chrysanthemum inodorum	+ . 2	1 . 2	2 . 2	1 . 2
Chenopodium polyspermum	1 . 2	2 . 2	—	1 . 1
Chenopodium album	1 . 1	1 . 1	+	—
Setaria glauca	2 . 2	+ . 2	1 . 2	1 . 2
Anagallis arvensis	1 . 2	+	+	—
Arabidopsis Thaliana	1 . 1	2 . 1	+	+
Capsella bursa pastoris	+	1 . 1	—	+
Veronica arvensis	—	—	+	+
Arten der Secalinion-Gesellschaft:				
Vicia tetrasperma	+	1 . 1	+	+ . 1
Vicia sativa	—	+ . 1	+	—
Matricaria chamomilla	+	1 . 1	+	1 . 1
Scleranthus annuus	—	+	+ . 1	+
Alchemilla arvensis	1 . 1	+ . 1	+	+
Spergula arvensis	—	+ . 2	+	1 . 1
Raphanus raphanistrum	+	1 . 1	+	—
Cirsium arvense	+	+	1 . 1	—
Agrostis spica venti	+	—	—	+
Trifolium arvense	—	—	+	+
Polygonum convolvulus	+	—	—	+
Galium aparine	—	+	—	—
Myosotis versicolor	+	—	—	—
Erophila verna	+	—	—	—
Trifolium procumbens	+	—	—	—
Viola tricolor	—	+	—	—
Sonchus arvensis	—	—	+	—
± indifferente Arten der Kulturen, Pioniere der Rumex acet.-Holcus lanatus-Assoz. und Zufällige				
Anzahl der Arten	12	13	16	10

Centunculo-Anthoceretum und *Panico-Chenopodietum* halten sich in bezug auf Individuenmengen und Deckung zunächst die Wage, physiognomisch kommen später im Herbst natürlich die Charakter-

arten des *Chenopodietum* zur Geltung (s. Abb. 6), während alle Arten der *Secalinion*-Gesellschaft nur noch als verdorrte Reste und in wenigen Einzelpflanzen in die Erscheinung treten.

Allmählich erdrücken die einwandernden mehrjährigen Pflanzen die Therophyten-Assoziationen, so dass von diesen im 3. oder 4. Jahr nur noch Andeutungen zu finden sind. Dabei hat sich eine Gesellschaft entwickelt, in welcher *Rumex acetosella* und *Holcus lanatus* vorherrschen. Aber schon im 2. Jahr stellen sich in den feuchten Aeckern und Gräben Weiden, Eschen und Erlen ein und leiten zum Erlen-Eschenwald über, der sich aber nur lokal auf den feuchtesten Aeckern halten kann (s. Abb. 7), während sich auf etwas trockenerem Boden das *Querceto-Carpinetum* als Klimax einstellt.

Folgende Aufnahme (vom 13. 9. 34) zeigt einen Bestand der *«friche à Rumex acetosella et Holcus lanatus»* der französischen Autoren mit einwandernden Eschen und Erlen. Es ist das Hemikryptophytenstadium, das die Pioniergesellschaft aus dem *Nanocyperion*-Verband *(Centunculo-Anthoceretum)* ablöst und zum Erlenwald überleitet. Die Aufnahme stammt von einem seit 5 Jahren brach liegenden Stoppelacker bei Manspach (Sundgau). Die Erlenbüsche sind bis 1,5 m hoch und weisen 3—4 Jahresringe auf, die Eschen sind bis 30 cm hoch und zeigen 2 Jahresringe im Holz.

200 m²; Bedeckung 100 %; Vegetationshöhe 20, 100 cm.

Strauchschicht:

2 . 1 Alnus incana
1 . 1 Fraxinus excelsior

Krautschicht:

4 . 4 Ranunculus repens
2 . 2 Rumex acetosella
2 . 2 Holcus lanatus
2 . 2 Phleum pratense
2 . 2 Hypochoeris radicata
2 . 1 Cirsium arvense
1 . 2 Mentha arvensis
1 . 2 Trifolium repens
1 . 2 Agrostis alba v. prorepens
1 . 1 Crepis capillaris
1 . 1 Rumex crispus
1 . 1 Equisetum arvense
\+ Trifolium pratense
\+ Juncus (inflexus?)
\+ Carex sp.
\+ Sonchus oleraceus
\+ Raphanus raphanistrum
1 . 1 Vicia hirsuta
1 . 1 Cerastium caespitosum
\+ . 2 Prunella vulgaris
\+ . 2 Polygonum aviculare
\+ . 2 Chrysanthemum inodorum
\+ Festuca sp.
\+ Plantago lanceolata
\+ Dactylis glomerata
\+ Anthoxanthum odoratum
\+ Achillea millefolium
\+ Daucus carota
\+ Taraxacum officinale
\+ Setaria glauca
\+ Convolvulus arvensis
\+ Vicia sativa
\+ Myosotis arvensis
2 . 3 Laubmoose

An kleinen nackten Stellen und in den Gräben:

+ Gnaphalium uliginosum	+ . 2 Riccia sp.
+ Gypsophila muralis	+ Polygonum hydropiper
+ Plantago intermedia	+ Polygonum aviculare
+ Centunculus minimus	+ Alchemilla arvensis
+ Alsine segetalis	+ Scleranthus annuus
+ Sagina procumbens	+ Anagallis arvensis

Geographische Verbreitung

Die weitgehende Uebereinstimmung der Verbreitung des *Centunculo-Anthoceretum* mit dem Verbreitungsareal des atlantisch-subatlantischen *Cicendietum filiformis* ist auf S. 55 f. erwähnt und

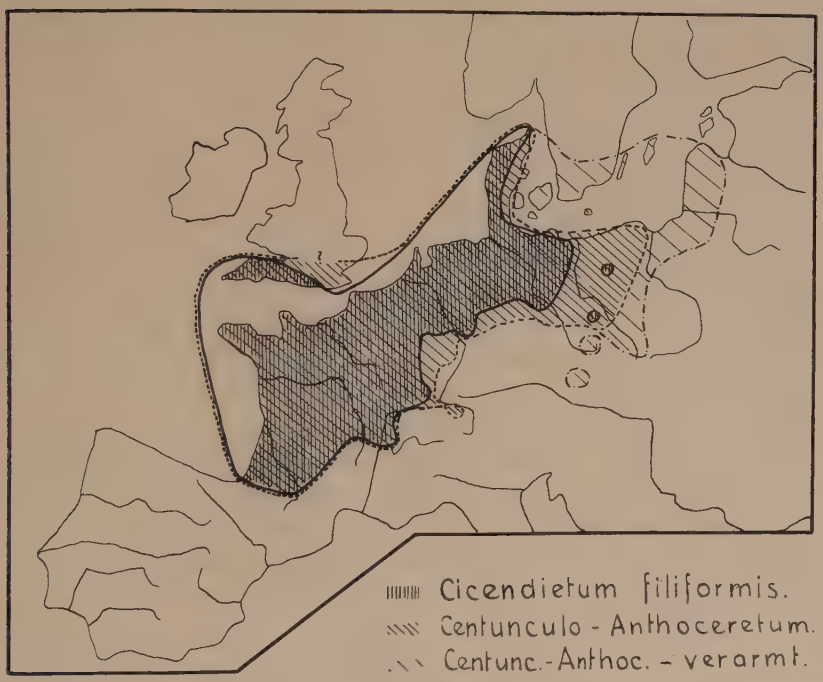


Fig. 8

Geographische Verbreitung von Centunculo-Anthoceretum punctati und Cicendietum filiformis

erörtert worden. In der Schweiz sind zwei Gebiete zu nennen, die gute Bestände des *Centunculo-Anthoceretum* aufweisen; beide sind Ausläufer des Sundgauer Hügellandes, nämlich das Bruderholz südlich von Basel und einige Gebiete um Pruntrut im Berner Jura,

die beide ohne Zweifel von Westen her durch die Burgunder Pforte bei Belfort besiedelt worden sind. Vom Bruderholz her strahlt diese *Nanocyperion*-Assoziation in verarmten Ausbildungen nach Osten durch das Rheintal aufwärts über Möhlin bis in das nordschweizerische Mittelland aus und findet sich auch im Aargauer Reussgebiet. Aber schon fehlen dort fast alle seltenen zierlichen Charakterarten. Während sich nämlich bei Möhlin (Becherer, 1925 p. 94 f.) noch *Myosurus*, *Lythrum hyssopifolia*, *Montia minor* finden, fehlt *Alsine segetalis*. Im aargauischen Reussgebiet und bei Affoltern-Seebach im Limmat-Gebiet kommen nur noch die *Sagina*-Arten und *Myosurus* als grosse Seltenheiten vor. Streng genommen sind die von Koch (1926 p. 25) für Erdanrisse und Maulwurfshügel der Linthebene angegebenen Arten *Riccia glauca*, *Gnaphalium uliginosum* und *Plantago intermedia* als extrem verarmte Ausläufer oder Vorposten unserer *Nanocyperion*-Gesellschaft zu betrachten.

Seiner Gesamtverbreitung nach ist das *Centunculo-Anthoceretum* als subatlantisch-südbaltisch zu bezeichnen. Es nimmt ganz Frankreich mit Ausnahme des Südostens und der trockenen Teile der Oberrheinischen Tiefebene ein, sowie die Niederlande und den Nordwesten Deutschlands. Verarmte Rassen finden sich auch in Ostdeutschland bis Schlesien und Ostpreussen, in Westpolen, Dänemark, Südschweden, Lettland und Litauen, deren Bestände jedoch infolge Fehlens fast aller guten Charakterarten vielfach nur auf Grund der Gruppe der Differenzialarten dem *Centunculo-Anthoceretum* zugezählt werden können. Nach floristischen Angaben scheint die Gesellschaft auch in Rumänien vorzukommen.

Die disjunkte Verbreitung, das Merkmal aller *Nanocyperion*-Gesellschaften, ist beim *Centunculo-Anthoceretum* infolge der mehr oder weniger grossen Häufigkeit des Standortes in einzelnen Gebieten etwas abgeschwächt. So sind in der Dombes, Sologne, Brie und im Sundgau gut entwickelte Bestände nicht selten, und die Gesellschaft weist dort eine regelmässigere und dichtere Besiedlung und Verbreitung auf als alle übrigen Gesellschaften des Verbandes.

3. Cicendietum filiformis Allorge 1922

Synonyme

Association à Cicendia filiformis (et Stereodon arcuatus) Allorge 1922

Pusillaejuncetum Gadeceau 1909 (p. p.)

Zindelgesellschaft Schwickerath 1930

Auch Koppes (1932) *Haplomitrium-Fossombronia incurva*-Association enthält Fragmente des *Cicendietum filiformis.*

Allgemeine Charakteristik

Das *Cicendietum filiformis* oder — wie es von Schwickerath (1930) benannt wurde — die Zindelgesellschaft ist als atlantisch-subatlantische Assoziation nur den französischen und nordwestdeutschen Botanikern gut bekannt. Der Schweiz fehlt sie vollkommen. Sie wurde von Allorge (1922 p. 269 f.) unter dem Namen *«association à Cicendia filiformis (et Stereodon arcuatus)»* zum ersten Mal richtig abgegrenzt sowie floristisch und ökologisch umfassend beschrieben. Das von Gadeceau (1909 p. 117 f.) aufgestellte und kurz skizzierte *«Pusillaejuncetum»* gehört ebenfalls dem *Cicendietum* an.

Diese Miniaturgesellschaft ist wie alle übrigen *Nanocyperion*-Assoziationen selten und zudem sehr oft nur fragmentarisch ausgebildet. Sie findet sich häufig an künstlichen Standorten, so in den Karrengeleisen und tiefen Furchen der Wege, welche die lehmigen Plateaux Zentral- und Westfrankreichs durchziehen. Diese Vertiefungen sind im Winter durch stagnierendes Wasser überschwemmt und trocknen im Frühling mehr oder weniger rasch aus. Daraus ergibt sich für die Standorte und deren Feuchtigkeitsverhältnisse eine starke Abhängigkeit vom jährlichen Gang der Witterung, was die grosse Veränderlichkeit der Gesellschaft von Jahr zu Jahr bedingt und erklärt. Auch an den natürlichen Standorten, an den Rändern von Teichen mit schwankendem Wasserstande oder auf dem Grunde austrocknender Heidetümpel, finden sich diese sehr veränderlichen ökologischen Bedingungen.

Gute Beschreibungen von *Cicendieten* lieferte Gaume von den

«Forêts de Preuilly et d'Orléans» (1924 a und b) und vom *«Plateau de la Brie»* (1925), dann zusammen mit Allorge von der *»Sologne»* (1925); dann folgten Chouard und vor allem Denis (beide 1925), Jouanne (1926), Malcuit (1929) und Schwikkerath (1930 und 1933). Auch Koppes *«Haplomitrium-Fossombronia incurva-Assoziation»* des feuchten Sandes in Posen-Westpreussen dürfte als moosreiche, allerdings stark verarmte östliche Ausbildung des *Cicendietum filiformis* aufzufassen sein. — Schade ist nur, dass, mit Ausnahme von Allorge und Koppe, nirgends Tabellen mit vollständigen Aufnahmen gegeben werden, sondern dass sich die Autoren mit den Stetigkeitsziffern begnügen. Aus diesen lässt sich erstens von der Struktur der Gesellschaft nichts ersehen und zweitens sind eventuell bestehende Fazies oder Subassoziationen nicht zu erkennen.

Die zahlreichen seltenen Charakterarten des *Cicendietum filiformis* bilden für die Floristen begehrte Beutestücke, daher auch die vielen floristischen Notizen über einzelne der *Cicendietum*-Arten. Da diese meist streng an ihre Gesellschaft gebunden erscheinen, bildet die Angabe auch einer einzigen Charakterart einen fast sicheren Hinweis für das Vorhandensein der Assoziation an den betreffenden Orten. Darum helfen diese zahlreichen floristischen Einzelangaben mit, diese seltene Gesellschaft aufzufinden und ihr Verbreitungsareal festzustellen.

Floristische Charakteristik

Der floristisch hervorstechendste Zug des *Cicendietum filiformis* ist sein atlantischer Charakter, indem seine Charakterarten in Mitteleuropa ein ausgesprochen atlantisch-subatlantisches Verbreitungsgebiet haben. Hinzu treten einige Charakterarten, die das *Cicendietum* mit dem *Centunculo-Anthoceretum* gemeinsam hat, die also auch in den feuchten Gräben der Getreidefelder vorkommen.

Nachstehende Liste gibt über die vollständige charakteristische Artenkombination des *Cicendietum* Aufschluss. Sie ist aus den Listen von Allorge, Allorge et Gaume, Chouard, Denis, Gadeceau, Gaume, Jouanne, Malcuit und eigenen Beobachtungen zusammengestellt.

Das Treueverhältnis der genannten Assoziations-Charakterarten ist auf das Verbreitungsareal des *Cicendietum filiformis* abge-

Assoziations-Charakterarten

T[1])	Cicendia filiformis	T	Montia minor *
T	Cicendia pusilla		Moose
T	Juncus pygmaeus	T	Fossombronia Dumortieri
T	Cardamine parviflora	T	Anthoceros punctatus *
T	Trifolium filiforme	T	Anthoceros levis *
T	Corrigiola litoralis *	T	Anthoceros crispulus *
T	Radiola linoides *	T	Pleuridium alternifolium *
T	Illecebrum verticillatum	T	Fossombronia pusilla *

Verbands-Charakterarten

T	Gnaphalium uliginosum	T	Gypsophila muralis
T	Gnaphalium luteoalbum	T	Hypericum humifusum
T	Peplis portula	T	Cyperus fuscus
T	Isolepis setacea		Moose
T	Centunculus minimus	T	Fossombronia Wondraczeki
H(T)	Plantago intermedia	T	Riccia glauca
T	Panicum ischaemum	T	Archidium phascoides
T	Limosella aquatica		

Ordnungs-Charakterarten

T	Juncus bufonius	H(T)	Mentha pulegium
T	Juncus tenageja		Moose
T	Juncus capitatus	T	Riccia sorocarpa
T	Lythrum hyssopifolia	T	Riccia bifurca
T	Centaurium pulchellum		

Differenzialarten und Begleiter

T	Polygonum hydropiper	T	Ornithopus perpusillus **
T	Sagina procumbens	T	Teesdalia nudicaulis **
H	Veronica serpyllifolia	T	Filago sp. pl. **
H	Veronica scutellata	T	Helianthemum guttatum **
T	Spergularia rubra	T	Tillaea (Crassula) muscosa **
H	Juncus articulatus	T	Moenchia erecta **
H	Juncus bulbosus (J. supinus)		Moose
H	Scutellaria minor	T	Ephemerum serratum
H	Prunella vulgaris		Stereodon arcuatus
H	Ranunculus flammula		Philonotis capillaris
H	Juncus tenuis		Philonotis fontana
H	Agrostis canina		Scapania sp. pl.
H	Alisma plantago aquatica		Lophozia excisa
			Cephaloziella sp. pl.

stimmt, d. h. diese Arten treten innerhalb des Verbreitungsareals des *Cicendietum* (bzw. des *Centunculo-Anthoceretum*) in keiner andern Gesellschaft auf, sondern sind in Mitteleuropa streng auf

---

[1]) Erläuterungen der Abkürzungen s. p. 32.

*) Arten, die auch im Centunculo-Anthoceretum vorkommen.

**) Differenzialarten der trockenen Ausbildungen sandig-toniger Wege.

diese eine Assoziation beschränkt. — Im Mittelmeergebiet aber, also in einer Region, in der das *Cicendietum* fehlt, treten manche Arten in nah verwandten Gesellschaften des mediterranen *Isoëtion*-Verbandes auf, so z. B. *Cicendia pusilla* und *Juncus pygmaeus* im *Isoëtetum setacei* von Roquehaute, *Illecebrum verticillatum* in einer nordafrikanischen *Isoëtion*-Assoziation, *Juncus capitatus* und *Trifolium filiforme* im *Isoëtetum Duriaei* der Umgebung von Montpellier. Auch von *Radiola linoides* kann gesagt werden, dass diese Art in Italien hie und da auf Silikatböden an feuchten Orten zusammen mit *Hypericum humifusum* auftritt, im Süden demnach soziologisch nicht so streng gebunden erscheint wie im atlantischen Gebiete (nach frdl. mündl. Mitt. von Dr. J. Br.-Bl.).

Das *Cicendietum filiformis* ist die an Charakterarten reichste Assoziation des ganzen Verbandes, sind doch mit Ausnahme von *Myosurus minimus* die Ordnungs- und Verbands-Charakterarten in dieser Gesellschaft vollzählig anzutreffen. Sie weist auch die grössten floristischen Beziehungen zum verwandten mediterranen *Isoëtion*-Verband auf und darf wohl, zusammen mit dem ebenfalls natürliche Standorte besiedelnden *Eleocharetum ovatae*, als Stammassoziation des mitteleuropäischen *Nanocyperion flavescentis* gelten, dessen Gesellschaften vorwiegend sekundär anthropogene Standorte besiedeln. Eine Ausnahme hievon machen die beiden erwähnten Assoziationen, die bezeichnenderweise auch die engsten Verwandtschaftsbeziehungen zu den genetisch älteren *Isoëtion*-Gesellschaften des Mittelmeergebietes aufweisen.

Das *Cicendietum* besiedelt sowohl natürliche als auch künstliche, vom Menschen geschaffene Standorte. Seine floristische Ausbildung ist infolge der abweichenden Oekologie an beiden Standorten etwas verschieden. An nackten sandigen Uferstreifen von Teichen und Tümpeln mit schwankendem Wasserstande gedeihen z. B. *Juncus pygmaeus* und *Illecebrum verticillatum*, die an den anthropogenen Standorten der feuchten Wege fehlen, während umgekehrt *Tillaea muscosa*, *Moenchia erecta* u. a. sich nicht auf die wesentlich feuchteren natürlichen Standorte wagen. Die Ausbildungen an den Teichufern lehnen sich in mancher Beziehung an das *Eleocharetum ovatae* an, von dem das *Cicendietum* oft durchdrungen wird. Die Ausbildung der Gesellschaft auf den Wegen zeigt deutliche floristische Beziehungen zum *Cyperetum flavescentis* und

zur *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation (vgl. die Listen bei Allorge, 1922 p. 270 f. und Chouard, 1925 p. 41), die in Zentraleuropa ihre Hauptentfaltung erfahren, im atlantischen Westen jedoch nicht unterschieden werden können; sie gehen im *Cicendietum filiformis* der Wege auf.

Typus und Faziesbildungen

Die Ausbildungen sind an beiden Standorten des *Cicendietum filiformis* stark verschieden. Während ich diejenige an Teich- und Tümpelrändern als *Cicendietum filiformis typicum* bezeichnen möchte, gliedere ich die Ausbildung auf den Wegen als Subassoziation unter dem Namen *Cicendietum filiformis juncetosum tenuis* ab.

Juncus pygmaeus kommt nur im *Cicendietum typicum* vor, das sich zudem durch seinen Moosreichtum und durch differenzielle Elemente auszeichnet, welche aus dem *Bidentetum* stammen. Dem gegenüber weist das *Cicendietum filiformis junc. tenuis* der Vertiefungen und Karrengeleise der Wege meist sehr viele Ruderalelemente auf. Differentialarten, die es vom Typus trennen, sind *Juncus tenuis*, *Isolepis setacea*, *Juncus capitatus (Cyperus flavescens?)*. In den etwas trockeneren Teilen erscheinen *Tillaea muscosa*, *Moenchia erecta*, *Trifolium filiforme*, welche deutliche Beziehungen zum mediterranen *Helianthemion guttati*-Verband ergeben, während Arten wie *Ornithopus perpusillus* und *O. compressus*, *Teesdalia nudicaulis* u. a. zum *Corynephoretum* trocken-sandiger Orte überleiten. Das *Cicendietum filiformis junc. tenuis* der feuchten Wege weist stets noch zahlreiche Moose auf, während diese in den trockenen Ausbildungen fehlen.

Soziologische Struktur

Organisationshöhe. Die vielen Therophyten (50—60 %) im Lebensformenspektrum, welche für den Gesellschaftsaufbau überdies noch die Hauptindividuenmengen liefern, bedingen die geringe Organisationshöhe des *Cicendietum filiformis.* Alle diese Therophyten sind Frühlingskeimer von sehr rascher Entwicklung, was zusammen mit der grossen Veränderlichkeit des Standortes die Unbeständigkeit der Gesellschaft bedingt. Bereits Allorge (1922 p. 272) hebt hervor, dass von einem Jahr aufs andere am gleichen Ort selten identische Assoziationsbestände angetroffen werden. Die

Abhängigkeit der Gesellschaft vom jährlichen Niederschlag ist, wie bereits erwähnt, sehr eng, und macht sich besonders stark auf den künstlichen Standorten bemerkbar, indem auf den Wegen infolge der Unregelmässigkeit der Niederschläge die Ausbildung der Bestände äusserst stark schwankt.

Die geringe Organisationshöhe der Gesellschaft tritt auch bei Besiedlung von Neuland zutage. Mit riesiger Schnelligkeit wird nach Heidebränden, bei Weg- oder Grabenanlagen das entstandene Neuland, der nackte Boden besiedelt. Bezeichnenderweise sind die Bestände bereits im ersten Jahr voll entwickelt (s. Gaume, 1924 a. p. 168 f.). Auch Gräbner (1901 p. 95) gibt das *Cicendietum* als Erstansiedler auf feuchtem Sand an. Setzt aber in den folgenden Jahren die Einwanderung der mehrjährigen Heide- und Sumpfpflanzen ein, so müssen die vielen konkurrenzschwachen Annuellen weichen, ohne Widerstand leisten zu können.

Lebens- und Sprossformen. Die oft extremen Standortsverhältnisse bedingen die grosse Therophytenzahl im Lebensformenspektrum. Mehrjährige Pflanzen sind vielfach nur steril und in stark verminderter Vitalität vorhanden. Immerhin vermögen viele Hemikryptophyten wie *Veronica serpyllifolia*, *Mentha pulegium*, *Prunella vulgaris*, *Plantago intermedia* bereits im ersten Jahr ihrer Entwicklung Blüten und Samen hervorzubringen und sorgen dadurch trotz alljährlicher Vernichtung für ihre Erhaltung. Andere Arten bilden therophytische Formen aus, die nach der Samenreife absterben (s. auch p. 64). Die grosse Plastizität vieler Arten zeigt sich auch in ihrer Fähigkeit, amphibische Formen zu bilden; denn gar zu oft wird der Standort während der Vegetationsperiode durch stagnierendes Wasser überflutet. Amphibische Formen sind bekannt von *Cicendia filiformis*, *Peplis portula*, *Illecebrum verticillatum*, *Limosella*, *Juncus pygmaeus* u. a.

Schichtung und Minimalraum. Das Gefüge dieser *Nanocyperion*-Gesellschaft schwankt sehr stark je nach den faziellen Ausbildungen. Sehr locker und veränderlich gestalten sich die Bestände an Teich- und Tümpelrändern, die während der Vegetationsperiode oft zeitweilige Ueberflutung ertragen müssen. Durch den grossen Moosreichtum dieser Standorte ergibt sich eine mehr oder weniger deutliche Zweischichtigkeit, die mit der moosreichen Fazies des *Centunculo-Anthoceretum* der Stoppeläcker eine in struktureller

Hinsicht auffallende Aehnlichkeit aufweist. Der geringen Soziabilität aller Vertreter zufolge ergeben sich sehr gleichförmige lockere Räschen von nur 10 cm Höhe. Die kurze Vegetationsdauer lässt keine Arten zu üppiger Entfaltung ihrer vegetativen Organe schreiten. — Etwas gefestigter nimmt sich bisweilen das *Cicendietum filiformis juncetosum tenuis* aus, das in struktureller Hinsicht einige Aehnlichkeit mit dem *Cypereium flavescentis juncetosum compressi* aufweist.

Infolge der Kleinheit der Arten überschreitet der Minimalraum 1 m² kaum (s. Tabelle 1).

Periodizität

Für die Entfaltung der therophytenreichen Gesellschaft sind Jahre günstig, in denen feuchte und trockene Perioden miteinander abwechseln. Sowohl in extrem feuchten als auch in anormal trokkenen Jahren zeigen die Bestände starke Verarmung. Tritt keine Trockenlegung des Standortes ein, so entwickelt sich die Assoziation nicht. Auch diejenigen Arten, welche amphibische Formen zu entwickeln vermögen, kommen bei ständiger Ueberflutung nicht auf. Andrerseits fehlen in trockenen Jahren fast sämtliche charakteristischen Arten wie *Limosella*, *Peplis*, *Cicendia*, *Isolepis*, *Juncus tenageja* etc. Alle Therophyten keimen im Mai oder Juni, wenn das Wasser zurückweicht. Ihre Höchstentwicklung erreicht die Gesellschaft um die Wende August/September. Trotz der gegenüber dem *Eleocharetum ovatae* etwas längeren Vegetationsdauer des *Cicendietum* kann auch in ihm meist nur ein einziger Aspekt unterschieden werden.

Oekologie

Die Feuchtigkeitsverhältnisse bilden den wichtigsten Faktor im Haushalt des *Cicendietum filiformis*. Seine Standorte werden ausnahmslos im Winter überschwemmt, seien es Teiche, die im Winter bis zu den Ufern mit Wasser gefüllt sind, seien es Tümpel auf feuchten Heideflächen oder in Wegfurchen, die weit in den Frühling hinein von stagnierendem Wasser überdeckt sind. Der Boden dieser Standorte ist in seinen obern Partien immer leicht sandig mit starken Tonbeimischungen, trägt aber im Gegensatz zum Standort des *Eleocharetum ovatae* nie eine Schlammdecke. Der

Untergrund ist stets wasserundurchlässiger Lehm oder Ton mit starker Gleybildung.

Bei der Besiedlung werden nur offene, nackte Flächen gewählt, und zwar nicht nur mangels Konkurrenzfähigkeit, sondern auch infolge eines starken Lichtbedürfnisses. In busch- und gehölzreichen Teilen der Wege verarmt das *Cicendietum* rasch (Allorge, 1922 p. 273).

Verbreitungsbiologisches

Nicht nur in den Wuchsformen drückt sich der «amphibische» Charakter des *Cicendietum filiformis* aus, sondern auch in der Art und Weise der Darbietung seiner Verbreitungseinheiten. Bei ihnen kommen hygrophile und xerophile Anpassungen vor, weil die Samen dieser Arten je nach dem Witterungsverlauf sowohl durch den Wind als auch durch das Wasser verbreitet werden können. Verglichen mit dem *Eleocharetum ovatae*, das ja ähnliche Standorte besiedelt, sind beim *Cicendietum* die xerophilen Anpassungen zahlreicher. Deutlich xerochas sind *Gnaphalium uliginosum* und *luteoalbum*, *Gypsophila muralis*, *Spergularia rubra*. Ohne periodische Unterbrechung der Darbietung, aber mit Staubschwebern bis Körnchenfliegern als Verbreitungseinheiten ausgestattet, sind folgende Arten: *Hypericum humifusum*, die *Cicendia*-Arten, *Centaurium pulchellum*, *Centunculus minimus* usw., bei denen also die Windverbreitung bei schönem Wetter und trockenem Boden am wirksamsten ist. Deutlich hygrochas ist *Limosella aquatica*. Hinzu tritt der ombrohydrochore Typus mit *Prunella vulgaris*, *Veronica serpyllifolia* und *V. scutellata*. Endlich zeigt *Illecebrum verticillatum* mit seinen lufthaltigen Verbreitungseinheiten direkte Anpassung an den Wassertransport (seine Verbreitungseinheiten vermögen 4—12 Tage auf dem Wasser zu schwimmen).

Sukzession

Die an den Teich- und Tümpelrändern zu beobachtende Sukzessionsreihe, die vom *Cicendietum filiformis* ausgeht, weicht der trockenen Unterlage entsprechend von derjenigen des *Eleocharetum ovatae* der schlammigen Teichböden etwas ab. Wie beim *Eleocharetum ovatae* muss aber auch hier die natürliche Sukzession der Verlandungsserie, bei der für die Besiedlung durch die *Nanocyperion*-Gesellschaft keine nackten Standorte offen bleiben, streng ge-

Phot. E. Spaar

Abb. 7. **Sukzession auf den Brachäckern der Lösslehmgebiete zwischen Dammerkirch u. Delle (Elsass).**
Vordergrund: zwei brachliegende Stoppeläcker.
Mittelgrund: Stoppelacker, seit 7 Jahren brach, mit zahlreichen kleinen Erlenbüschen
Hintergrund: Erlenbestand, natürliche Sukzession auf einem brachliegenden Stoppelacker, der seit ca. 25—30 Jahren nicht mehr genutzt wird.

trennt werden von der nach einer Katastrophe einsetzenden Sukzession auf nackten, künstlich oder durch Ueberschwemmung erzeugten Standorten, bei der infolge starker Schwankungen des Wasserspiegels keine Verlandung einsetzen kann, bei der aber sehr viele nackte Stellen freigelassen werden, nämlich alle jene, die im Winter ganz überschwemmt werden und im Sommer vollkommen austrocknen und deshalb keine ausdauernde Pflanzengesellschaft zu tragen vermögen. Dort siedelt sich das *Cicendietum* — analog dem *Eleocharetum* auf den schlammigen Teichböden — als Pionier an.

Die herbstliche Ablösung des *Cicendietum* durch Elemente von *Polygono-Chenopodion*-Gesellschaften ist besonders schön an den Teichufern zu beobachten, während auf den Wegen die Verhältnisse durch den Tritt stets verwischt und die Bestände durch Ruderalelemente trivialisiert werden.

Das ablösende Hemikryptophytenstadium wird durch mächtige *Juncus effusus*-Horste gekennzeichnet, die zur *Calluna*-Heide überleiten, welche ihrerseits das Vorstadium zu sauren Waldtypen, z. B. *Querceto-Betuletum*, darstellen.

Auf den Wegen werden die kleinen vom *Cicendietum* eingenommenen Flecken und Streifen bald wieder durch die Nachbarvegetation, z. B. *Erica tetralix-* oder *Ulex nanus*-Heiden eingenommen, ähnlich wie dies beim *Cyperetum flavescentis* der Riedwege der Fall ist, dessen Bestände durch Flachmoorgesellschaften abgelöst werden, wenn die Wege nicht mehr benützt werden.

Geographische Verbreitung

Das Verbreitungsareal des *Cicendietum filiformis* ist als atlantisch-subatlantisch zu bezeichnen. Die Küsten des atlantischen Ozeans, der Kanal und die Nordsee bilden die Westgrenze. Im Süden reicht das *Cicendietum* bis Südwestfrankreich (Galizien und Portugal besitzen vermutlich eine eigene, nah verwandte Assoziation, die noch nicht näher bekannt ist), meidet aber den Südosten, das untere Rhonetal und das Zentralplateau völlig. Die Ostgrenze verläuft dem Westfusse der Auvergne und des Jura entlang (die Dombes und das ganze Saône-Tal einschliessend), überschreitet auch die Vogesen nicht[1]), sondern folgt deren Westhang, geht über

[1]) Abgesehen von einer schwachen Andeutung einer verarmten Ausbildung bei Basel am Wiese-Ufer mit *Illecebrum verticillatum*, *Mentha*

Hessen-Nassau und zieht sich nördlich der deutschen Mittelgebirge entlang bis zur Elbe. Der Elbelauf bildet die Ostgrenze; nur stark verarmte Ausbildungen sind noch aus Posen-Ostpreussen (s. Koppe, 1932 p. 513 f.) und aus Schlesien (nach floristischen Angaben) und aus Böhmen [1]) bekannt geworden. Die Nordgrenze endlich wird durch die Küsten der Nord- und Ostsee gebildet.

Die Hauptverbreitung und artenreichste Entfaltung erfährt das *Cicendietum filiformis* in den regenreichen Gebieten des atlantischen Westens, vor allem in Zentralfrankreich (Brie champenoise, Orléanais, Sologne, Touraine etc.).

In den östlichen Grenzgebieten ist allgemein, auch abgesehen von menschlicher Beeinflussung, ein deutlicher Rückgang festzustellen. Beweise hiefür liefern das vorhin genannte Beispiel bei Basel (Ufer der Wiese [p. 97 Anm.]), dann etliche Gebiete von Hessen-Nassau, von denen Zeiske (1900 p. 39 f.) *Cicendietum*-Fragmente bzw. -Reste beschrieben hat, welche aber nach neueren floristischen Angaben heute nicht mehr in dem durch Zeiske angegebenen Umfange vorhanden sind, dann verschiedene Notizen von Standorten, an denen heute die betreffenden Arten sehr selten geworden oder gar völlig erloschen sind (z. B. aus den Vogesentälern des Südostens [vgl. die Floren von Waldner, 1870 und Kirschleger, 1870]). Auch erweist sich das *Cicendietum filiformis* in den Randgebieten für menschliche Eingriffe als weit empfindlicher, verschwindet bei den geringsten Eingriffen und besiedelt keine neu entstehenden Standorte, im Gegensatz zu seinem Verhalten im atlantischen Westen, wo es den Standort mit den zur Verfügung stehenden Konkurrenzmitteln behauptet und nach Bränden oder Grabenauslegungen mit erstaunlicher Schnelligkeit jede nackte Stelle in Besitz nimmt.

---

pulegium, *Spergularia rubra*, *Cyperus flavescens* etc.; die Arten sind aber jetzt erloschen.

[1]) Domins (1904 p. 336 und 1906 p. 40) Listen stellen wohl ein Gemisch von *Eleocharetum* und verarmtem östlichem *Cicendietum filiformis* ohne dessen atlantische Charakterarten dar. Auch die von Klika (1935 p. 300) aufgestellte Subassoziation von *Fossombronia Dumortieri*, die er zum *Centunculo-Anthoceretum* stellt, ist wohl eher ein verarmtes *Cicendietum filiformis* oder ein *Eleocharetum ovatae*, da Arten wie *Elatine hydropiper*, *Litorella uniflora* und *Juncus filiformis* niemals für ein *Centunculo-Anthoceretum* sprechen.

4. Isolepis-Stellaria uliginosa-Assoziation Koch 1926

Synonyme

Scirpus setaceus-Polygonum hydropiper-Assoziation Libbert 1930
Stellaria uliginosa-Scirpus setaceus-Assoziation Schwickerath 1933

Allgemeine Charakteristik

Auf schattigen, nassen Waldwegen mit schwach saurem Boden trifft man hie und da Charakterarten des *Nanocyperion*-Verbandes an, so z. B. *Isolepis setacea*, *Peplis portula*, *Gnaphalium uliginosum*. Diese legen den Gedanken nahe, dass es sich hier um eine Assoziation des genannten Verbandes handle. Die Bestände, die meist durch sehr lockeres Gefüge und das Vorherrschen von *Polygonum hydropiper* auffallen, sind gegen die umliegenden Pflanzengesellschaften stets scharf abgegrenzt und springen darum als gut fassbare Pflanzengruppierung deutlich in die Augen (s. Abb. 8 u. 9).

Als Erster hat Koch (1926 p. 28) eine kurze floristische Beschreibung dieser Gesellschaft gegeben und sie nach zwei der markantesten Arten *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation genannt. Ihre systematische Stellung erkennend, stellte er sie zum *Nanocyperion*-Verband, wagte aber, da gut entwickelte Bestände in seinem Gebiete nicht bekannt waren, keine definitiven Angaben über ihren Assoziationscharakter zu machen. In der Tat hält es schwer, gute Aufnahmen beizubringen, weshalb auch Tüxen (1931), Libbert (1930 und 1932) und Schwickerath (1933) sich gezwungen sahen, sich bei der Charakterisierung dieser Waldweggesellschaft äusserst vorsichtig auszudrücken. Will man sie nämlich durch regionale Assoziations-Charakterarten kennzeichnen, so sieht man bald die Unmöglichkeit dieses Unterfangens ein. Diese Assoziation muss demnach bloss eine infolge Beschattung verarmte Ausbildung einer andern *Nanocyperion*-Gesellschaft darstellen. Ich möchte sie aber trotzdem als selbständige Assoziation bestehen lassen, weil sie sich erstens durch eine stattliche Zahl von Differenzialarten von den übrigen Assoziationen des Verbandes unterscheidet und zweitens, weil sie in ihrer Verbreitung etwas weiter nörd-

lich ausgreift als das *Cicendietum* und als das *Eleocharetum ovatae*, mit welchen beiden Gesellschaften sie die grösste floristische Verwandtschaft aufweist.

Floristische Charakteristik

Alle von den oben genannten Autoren aufgeführten Charakterarten dieser Waldgesellschaft haben, was ihr Treueverhältnis anbelangt, nur lokalen Wert. Weder *Stellaria uliginosa* und *Blasia pusilla*, noch *Alchemilla arvensis* und *Cerastium glomeratum* können als regionale Charakterarten herangezogen werden, da die beiden ersteren oft herdenweise in *Fagion*-Wäldern auftreten, und die beiden letzteren auch in Hackfrucht- und Getreidekulturen grosse Stetigkeit erlangen.

Der gegenüber den andern Gesellschaften des Verbandes abweichende ökologische Faktor, die Beschattung, bedingt auch den floristischen Unterschied, indem sämtliche Differenzialarten schattenliebende Waldpflanzen sind, für diese Waldweggesellschaft also nicht eigentlich charakteristisch zu sein brauchen, innerhalb des *Nanocyperion*-Verbandes aber ausschliesslich in dieser einen Assoziation vorkommen. Es sind vor allem:

Stellaria uliginosa	*Veronica montana*
Moehringia trinervia	*Carex silvatica*
Lysimachia nemorum	*Cardamine impatiens*

also lauter *Fagion-* und *Carpinion*-Arten. Sie können für die *Nanocyperion*-Gesellschaft zwar lokal charakteristisch sein und den benachbarten Wäldern fehlen. Regional gesehen aber gehören sie unzweideutig den Waldgesellschaften an, finden sie doch dort ihr Optimum. Zudem sind die meisten der genannten Differenzialarten montan.

Umgekehrt sind in der Waldwegassoziation viele Arten häufig, die in allen übrigen Gesellschaften des *Nanocyperion* vorkommen, den Wäldern aber durchwegs fehlen und dadurch zur Charakterisierung und Individualisierung der Gesellschaft wesentlich beitragen. Dies sind: *Veronica serpyllifolia*, *Sagina procumbens*, *Polygonum hydropiper*, *Prunella vulgaris*, *Cerastium caespitosum* und *glomeratum* sowie einige Trelpflanzen wie *Plantago major*, *Polygonum aviculare* und *Poa annua*. In dieser Waldweggesellschaft kön-

nen fast alle Verbands-Charakterarten des *Nanocyperion* angetroffen werden, von denen aber nur *Isolepis* und *Gnaphalium uliginosum* grosse Stetigkeit erlangen (s. Assoz.-Tabelle II). Alle andern — besonders aber *Limosella*, *Centunculus* und *Peplis* — sind nur selten und lokal anzutreffen.

Nachstehende Tabelle der vollständigen charakteristischen Artenkombination stellt die Zusammenfassung der Listen von Koch, Libbert, Tüxen, Schwickerath und vor allem eigener Beobachtungen dar.

Differenzialarten

H [1])	Stellaria uliginosa	H	Cardamine impatiens
H	Lysimachia nemorum	H	Agrostis capillaris
H	Veronica montana		Moose
H	Carex silvatica	H	Mnium punctatum
T	Moehringia trinervia	H	Mnium undulatum
H	Festuca silvatica		

Verbands-Charakterarten

T	Gnaphalium uliginosum	T	Centunculus minimus
T	Isolepis setacea	T	Limosella aquatica
T	Peplis portula		Moose
T	Hypericum humifusum	T	Riccia glauca
T	Gypsophila muralis	T	Fossombronia Wondraczeki
H(T)	Plantago intermedia		

Ordnungs-Charakterarten

T	Juncus bufonius	T	Lythrum hyssopifolia
T	Centaurium pulchellum		

Begleiter

T	Callitriche stagnalis f. terr.	T	Bidens tripartitus
T	Callitriche polymorpha f. terr.	T	Polygonum hydropiper
H	Ranunculus flammula	H	Galium palustre
H	Alopecurus aequalis f. terr.	T	Stellaria media
H	Alisma plantago aquatica f. terr.	H	Juncus effusus
H	Glyceria fluitans	H	Juncus articulatus
H	Scutellaria galericulata	T	Polygonum aviculare
H	Prunella vulgaris	H	Plantago major
H	Veronica serpyllifolia	T	Poa annua
T	Eleocharis ovata (s. s.)		Moose
H	Lythrum salicaria	T	Anthoceros punctatus
T	Sagina procumbens		Blasia pusilla
H	Lysimachia nummularia		Pellia epiphylla
G	Lycopus europaeus		

[1]) Erläuterungen der Abkürzungen s. p. 32.

Die *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation ist im Gegensatz zu den übrigen Gesellschaften des Verbandes etwas schwach fundiert. Da ihr exklusive Charakterarten fehlen und sie sich nur durch Differenzialarten unterscheiden und abtrennen lässt, käme ihr eigentlich am ehesten der Rang einer Subassoziation zu. Nun weist aber die Waldweggesellschaft Beziehungen zu zwei Assoziationen des Verbandes auf: *Eleocharis ovata*, *Limosella aquatica*, *Callitriche sp. pl.* weisen auf das *Eleocharetum ovatae* hin; *Centunculus minimus*, *Centaurium pulchellum*, *Anthoceros punctatus* und der hohe Stetigkeitsgrad von *Isolepis setacea* sind für das *Cicendietum filiformis* charakteristisch, so dass nicht entschieden werden kann, zu welcher Gesellschaft des Verbandes die *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation gestellt werden soll. — Zudem muss hervorgehoben werden, dass alle *Nanocyperion*-Gesellschaften viel häufiger in verarmter und fragmentarischer als in guter, vollständig entwickelter Ausbildung angetroffen werden. Solche verarmte Bestände können darum oft nur auf Grund ihres Standortes und der Gruppe der Differenzialarten zu einer bestimmten Gesellschaft gestellt werden.

Die *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation ist demnach am ehesten als eine infolge der Beschattung ihres Standortes verarmte, aber selbständige Gesellschaft des *Nanocyperion*-Verbandes zu betrachten.

Assoziationstabelle II

Alle Aufnahmen wurden auf schattigen, feuchten Waldwegen der Lösslehmgebiete des Sundgauer Hügellandes gemacht. Sie stammen von folgenden Punkten:

Nr. 1. Frais - Petit-Croix. Nr. 2. Faverois - Suarce. Nr. 3. Cunelières. Nr. 4. Frais. Nr. 5. Valdieu. Nr. 6. Manspach - Suarce. Nr. 7. Moos. Nr. 8. Bisel - Moernach. Nr. 9. Manspach. Nr. 10. Foussemagne. Nr. 11. Valdieu - Reppe. Nr. 12. Faverois - Suarce. Nr. 13. Foussemagne - Frais. Nr. 14. Cunelières. Nr. 15. Réchésy. Nr. 16. Alle - Cœuve (Ajoie). Nr. 17. Bisel - Moos. Nr. 18. Lepuix - Delle. Nr. 19. Reppe. Nr. 20. Bréchaumont - Elbach Nr. 21. Bruderholz (Bas.). Nr. 22. Manspach. Nr. 23. Moos. Nr. 24. Suarce. Nr. 25. Muespach. Nr. 26. Faverois. Nr. 27. Pfetterhouse. Nr. 28. Valdieu. Nr. 29. Bruderholz (Bas.). Nr. 30. Bruderholz (Bas.).

Ausser den in der Tabelle aufgeführten sind in den wiedergegebenen Aufnahmen noch folgende Arten enthalten:

Nr. 3. *Achillea ptarmica.* Nr. 8. *Trifolium dubium, Potentilla erecta, Leontodon autumnalis.* Nr. 10. *Circaea lutetiana.* Nr. 11. *Carex flava.* Nr. 14. *Holcus lanatus.* Nr. 19. *Angelica silvestris o, Carex flava.* Nr. 21. *Molinia coerulea.* Nr. 22. *Nasturtium palustre.* Nr. 28. *Agrostis alba* horstig., *Veronica chamaedrys, Circaea lutetiana o.* Nr. 29. *Geum urbanum.* Nr. 30. *Molinia coerulea.*

Typus und Faziesbildungen

Je nach dem Feuchtigkeits- und Belichtungsgrad ergeben sich verschiedene fazielle Ausbildungen. Je schattiger der Standort, desto stärker treten die Differenzialarten auf Kosten der *Nanocyperion*-Arten hervor, welche stark zurücktreten. Umgekehrt sind diejenigen Bestände, welche viel Licht geniessen, mit Charakterarten des *Nanocyperion*-Verbandes reich bedacht, und unter den Moosen sind besonders die *Riccia-*, *Anthoceros-* und *Fossombronia-*Arten in grossen Mengen vorhanden, während die Waldmoose wie *Mnium* und *Polytrichum* diese Ausbildung stets meiden.

Als Typus müssen wohl diejenigen Ausbildungen angesehen werden, in welchen sich die *Nanocyperion*-Elemente und die Differenzialarten die Wage halten. Unter diesen ist die feuchteste Ausbildung mit dominierender *Callitriche stagnalis* zu unterscheiden, in welcher auf den schattigen Waldwegen *Limosella aquatica* und *Eleocharis ovata* ihren bevorzugten Standort finden.

Trockenere Ausbildungen verarmen rasch und entbehren meist der Charakterarten des *Nanocyperion.* Sie zeichnen sich durch mehr oder weniger triviale Arten wie *Ranunculus repens, Poa annua* oder *Polygonum hydropiper* aus.

Soziologische Struktur

Diejenige Ausbildung der Waldweggesellschaft, welche die meisten *Nanocyperion*-Arten beherbergt, weist in ihren Strukturverhältnissen wie übrigens auch in den Periodizitätserscheinungen und ihren ökologischen Ansprüchen die grössten Anklänge an die übrigen Gesellschaften des Verbandes auf. Das lockere Gefüge, hervorgerufen durch die zahlreichen einjährigen Arten, ist für diese feuchten periodisch überfluteten Standorte bezeichnend. Nicht grosse Soziabilität, sondern grosse Individuenmengen ein und derselben Art bilden den hervorstechendsten Charakterzug der Strukturverhältnisse dieser Ausbildung.

In ihr ist der Therophyt die herrschende Lebensform, weil an solchen Standorten den besiedelnden Pflanzen nur eine kurze Vegetationsperiode zur Verfügung steht. Die ca. 50 % Einjährigen bedecken den Standort mit einem lockeren hellgrünen Rasen. — Der Unterschied zwischen der Gruppe der Charakterarten des *Nanocyperion* und der Differenzialarten kommt gerade bei den Lebensformen deutlich zum Ausdruck. Erstere sind fast durchwegs Annuelle, letztere dagegen zu ¾ mehrjährig.

Echt amphibische Arten sind in dieser *Nanocyperion*-Gesellschaft ebenfalls vorhanden, so z. B. *Glyceria fluitans*, die *Callitriche*-Arten, *Ranunculus flammula*, *Alopecurus aequalis* und *Alisma plantago aquatica*, welche in ihrer Sprossform die veränderlichen ökologischen Verhältnisse dieser Standorte eindrücklich veranschaulichen.

Periodizität

Im typischen Fall ist die Vegetationsperiode der *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation streng begrenzt. Erst im Hochsommer, im Juli, erwacht diese Gesellschaft zu neuem Leben, da erst um diese Zeit ihre Standorte auszutrocknen beginnen. Wagenspuren und sonstige Vertiefungen können sogar bis Ende August stagnierendes Wasser halten, ja in nassen Jahren trocknen diese stark beschatteten und dadurch vor Verdunstung geschützten Stellen überhaupt nicht völlig aus. — Die Höchstentwickung der Gesellschaft wird erst anfangs September erreicht. Einzelne verspätete Arten können sogar noch im Oktober blühend angetroffen werden, so z. B. *Isolepis setacea*, *Stellaria uliginosa*, *Callitriche stagnalis*, *Ranunculus flammula* u. a.

Oekologie

Der Standort dieser Waldwegassoziation ist nicht nur infolge der verdunstungshemmenden ständigen Beschattung stets sehr feucht, sondern auch deshalb, weil die Gesellschaft sich nur in den feuchtesten muldenförmigen Teilen der Wege einstellt, wo infolge des ständig hohen Wassergehaltes der Boden aufgeweicht ist, so dass Hufe und Wagenräder zahlreiche Eindrücke und Vertiefungen erzeugen, die bis in den Spätsommer hinein mit stag-

nierendem Wasser gefüllt sind. Das Vorkommen des *Alisma plantago aquatica*, der *Limosella*, *Callitriche* oder *Glyceria fluitans* (alle in Landformen!), dieser ausgesprochen feuchtigkeitsliebenden Arten, belegt diese Tatsache aufs schönste.

Der wasserundurchlässige, tonig-plastische Boden wird durch Löss- oder Glaziallehm gebildet, weshalb in denjenigen Gegenden, in welchen das *Centunculo-Anthoceretum* auf den Stoppeläckern vorkommt, auf den Waldwegen stets auch die *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation angetroffen wird.

Im Frühling bilden diese von zahlreichen tiefen Wagenspuren und Karrengeleisen durchfurchten Mulden kleine Teiche von 10 und noch mehr Quadratmeter Fläche. Es sind morastige Stellen, die vom Fussgänger gemieden werden. — Wesentlich trockener ist der Standort derjenigen Bestände, in welchen die Differenzialarten vorherrschen. Obwohl der Boden dieser Standorte weniger feucht ist, trocknet er infolge der intensiven Beschattung nie ganz aus.

Alle diese Böden zeigen ein ausgesprochenes Gleyprofil, das an den nicht zu lang überschwemmten Stellen stets einen deutlichen A-Horizont erkennen lässt. Die Gleybildungen sind besonders an den feuchtesten, für das *Nanocyperion* typischen Stellen von unglaublicher Intensität, während sie im Profil der an Differenzialarten reichen Ausbildung nur schwach entwickelt, aber doch stets deutlich festzustellen sind.

Folgende Zahlen veranschaulichen die Wasser- und Luftverhältnisse dieser Böden; die Proben stammen von Waldwegen bei Delle (Sundgau) und wurden alle am 15. August 1935 entnommen.

Tabelle 6

Isolepis-Stellaria uliginosa-Assoziation: Luft- und Wasserverhältnisse des Bodens.

Probe	1	2	3	4	Mittel
Luftgehalt	9,4	7,3	9,0	7,6	8,3
Luftkapazität	1,6	1,7	1,6	2,4	1,8
Wassergehalt	50,0	53,6	52,5	52,2	52,1
Wasserkapazität	58,4	59,3	59,9	57,4	58,6
feste Bestandteile	40,7	39,1	38,5	40,3	39,7

Bezeichnend ist der grosse Wassergehalt (im Mittel 52 %!) und der relativ geringe Luftgehalt (8 %). Auch die geringe Luft- und die grosse Wasserkapazität, die für die Böden aller Assoziationen der *Isoëtetalia* charakteristischen Merkmale, sind hier in aller wünschenswerten Deutlichkeit ausgeprägt.

Das pH dieser Böden schwankt nach meinen Messungen zwischen 5,3 und 6,8 (im Mittel 5,90), während Libberts (1932 p. 29) Zahlen 5,0 bis 5,1 etwas nach der sauren Seite verschoben erscheinen. — Kalk fehlt stets vollkommen.

Das starke Lichtbedürfnis der übrigen *Nanocyperion*-Gesellschaften ist bei der *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation wesentlich abgeschwächt. Aus der Assoziations-Tabelle II geht aber eindeutig hervor, dass die am stärksten belichteten Ausbildungen auch die meisten Charakterarten des *Nanocyperion* enthalten, während die Differenzialarten sich erst in den am meisten beschatteten Teilen wohl fühlen und dort innerhalb dieser Assoziation ihr Optimum erreichen.

Es kann gesagt werden, dass auch die Waldweg-Assoziation eine relativ lichtbedürftige Gesellschaft darstellt, dass aber die mehr oder weniger starke Beschattung ihres Standortes das floristisch Abweichende von den übrigen Gesellschaften des Verbandes bedingt.

Verbreitungsbiologisches

Das Vorherrschen der Körnchenflieger unter den Verbreitungstypen ist ein Merkmal auch dieser *Nanocyperion*-Gesellschaft. Ebenso fehlen der *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation hygrochastische Arten nicht (*Limosella*, *Prunella vulgaris*, *Veronica serpyllifolia*). Das Vorkommen von ombrohydrochoren Arten, wie *Prunella vulgaris*, *Veronica serpyllifolia* und *Scutellaria galericulata*, bringt diese Gesellschaft zum *Cicendietum* und *Centunculo-Anthoceretum* in Beziehung. Jedenfalls spielt in dieser Assoziation auch epizoische Samenverbreitung durch Wasser- und Sumpfvögel eine bedeutsame Rolle, eine Verbreitungsart, die wohl bei *Limosella*, *Callitriche*, *Alisma*, *Ranunculus flammula*, *Alopecurus aequalis* u. a. angenommen werden darf.

Sukzession

Im Herbst stellen sich auch in den Beständen der Waldweggesellschaft Arten des *Polygono-Chenopodion*-Verbandes ein, so z. B. *Bidens tripartitus*, *Polygonum hydropiper*, *mite* und *minus*, *Lycopus europaeus* etc., wie dies auch in den übrigen *Nanocyperion*-Assoziationen der Fall ist.

Werden die Wege nicht mehr benützt, so stellen sich *Juncus effusus*-Horste ein und bilden ein Hemikryptophyten-Chamaephyten-Stadium, in welchem besonders *Lythrum salicaria*, *Angelica silvestris* und etliche *Rumex*-Arten zur Geltung kommen. In den im Winter überschwemmten muldenförmigen Stellen setzt eine eigentliche Verlandung ein. Bald vermögen Erlen und Eschen aufzukeimen und schliessen lokal die Sukzession ab. Die wesentlich trokkeneren Ausbildungen werden durch *Juncus effusus* und Brombeergestrüpp rasch überwuchert; Eichen und Hagebuchen keimen in Menge auf und erobern dem umliegenden Wald diesen von ihm schon einmal eingenommenen Standort wieder zurück

Geographische Verbreitung

Das Massenzentrum und die floristisch reichsten Ausbildungen der *Isolepis - Stellaria uliginosa* - Assoziation finden sich in den feuchteren Teilen Mitteleuropas.

In der Schweiz kommt sie an denselben Orten vor wie das *Centunculo-Anthoceretum*. Zunächst im Lösslehmgebiet des Nordwestens in der Ajoie, auf dem Bruderholz südlich von Basel und in den feuchten Wäldern zwischen Rheinfelden und Stein, und dann im nordschweizerischen Mittelland im unteren Aare-, Reuss- und Limmatgebiet auf Glaziallehm. Sie dürfte wohl vom Sundgau her in die Ajoie einerseits und über das Hochrheintal Basel-Laufenburg anderseits ins nordschweizerische Mittelland gewandert sein. Sowohl die von Koch (1926 p. 28) als auch die von Becherer (1927 p. 375) gemachten Beobachtungen über die *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation beziehen sich auf diese nordschweizerischen Gebiete. — In den an die Schweiz angrenzenden Ländern findet sich diese Waldweggesellschaft ebenfalls, so in den unteren Teilen der Schwarzwald- und Vogesentäler, sehr häufig

und floristisch reich ausgebildet besonders im Sundgauer Hügelland.

Sie wird ferner von Schwickerath (1933 p. 52) angegeben für Aachen, von Tüxen (1931 p. 74 und in litt.) für das nordwestdeutsche Tiefland und von Libbert (1930 p. 9 und 1932 p. 27 ff.) für Brandenburg. Aus dem atlantischen Westen Frankreichs liegen nur kurze Notizen von Allorge et Gaume (1925 p. 11) für die Sologne vor. Die *«association à Montia rivularis et Philonotis caespitosa»* dieser Autoren weist einige Fragmente unserer Waldweggesellschaft auf. Weitere Angaben stammen von Allorge (1922 p. 273), dessen beschattete verarmte *Cicendietum filiformis*-Bestände unserer *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation sehr nahe stehen. Sehr wahrscheinlich ist diese Waldweggesellschaft auch in Frankreich weit verbreitet und mischt sich dort mit dem *Cicendietum filiformis*, wobei diese Bestände je nach dem Belichtungsgrad, bald die eine, bald die andere der beiden Gesellschaften stärker hervortreten lassen.

Auch in Linkolas (1921 p. 321) Listen aus Südfinnland figurieren noch einige Arten der *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation, so dass wohl angenommen werden darf, dass diese *Nanocyperion*-Gesellschaft nördlich etwas weiter vorstösst als die übrigen des Verbandes, die, wie auf S. 88 bzw. 98 festgestellt wurde, auch in ihren am meisten verarmten Rassen schon im südlichen Litauen Halt machen.

5. Cyperetum flavescentis Koch 1926

und seine hemikryptophytenreiche Subassoziation

Cyperetum flavescentis juncetosum compressi Koch 1926.

Synonyme

Juncus compressus-Parvocyperus-Assoziation Br.-Bl. 1920

Parvocyperetum Schröter

Tretpflanzengesellschaft Baumann 1911

Die *Juncus compressus-Blysmus (Scirpus) compressus*-Assoziation verschiedener deutscher Autoren ist synonym mit einer stark verarmten Ausbildung des *Cyperetum flavescentis juncetosum compressi* und weist deutliche Beziehungen zu der *Lolium-Juncus compressus*-Assoziation der trockeneren Feldwege auf.

Allgemeine Charakteristik

Das *Cyperetum flavescentis* stellt wohl die zwerghafteste Rasengesellschaft dar und ist als solche dem besonderen Interesse der Botaniker nicht entgangen. Schon frühzeitig wurde die Assoziationsnatur dieser kleinen Gesellschaft erkannt, denn der Tritt, einer der massgebendsten Faktoren im Haushalt des *Cyperetum flavescentis*, bedingt eine scharfe floristische Trennung dieser Standorte gegenüber den angrenzenden nicht betretenen Stellen.

Das *Cyperetum flavescentis* ist die höchst organisierte Gesellschaft des *Nanocyperion*-Verbandes, weist sie doch in ihrem Lebensformenspektrum bis 70 % mehrjährige Arten auf, und in ihrem typischen Bodenprofil einen wohl ausgebildeten A-Horizont. Die Ausnahmestellung, die diese Assoziation im Verband einnimmt, rührt in der Hauptsache vom Getretenwerden ihres Standortes, von ihrer ausgesprochenen Nitrophile und ihrer Bevorzugung neutral bis schwach basisch reagierender Böden her.

Als Erster hat Braun-Blanquet (Schedae ad floram raeticam III [1920] Nr. 214) diese Gesellschaft unter dem Namen «*Juncus compressus-Parvocyperus-Assoziation*» aus dem Bündner Oberland und dem Rheintal unterhalb Chur erwähnt. Sie wurde später durch

Koch (1926 p. 25 f.) in der Linthebene eingehend studiert und unter dem definitiven Namen «*Cyperetum flavescentis*» beschrieben.

Die Standorte dieser Tretpflanzengesellschaft sind nasse, lehmig-sandige Wege, Viehtränkestellen an Gräben, Bachläufen und Brunnen oder auch ganze Viehweiden, wenn diese nass genug sind und periodisch überschwemmt werden, also durchwegs Orte, die mehr oder weniger intensiv getreten werden. Auf den nackten Stellen der Karrengeleise der Wege finden sich die vielen zarten Therophyten der typischen Ausbildung ein. Diese weist ein sehr lockeres Gefüge auf und deckt den Standort nie völlig, während auf den nassen Viehweiden grosse Flächen von einem einheitlichen, lückenlosen Teppich dieser kleinen Pflänzchen bedeckt werden, so dass hier die Bestandesausbildungen bedeutend fester gefügt sind. — Oekonomisch aber sind solche Stellen sozusagen wertlos, indem gerade diejenigen Arten zum Dominieren gelangen, die vom Vieh nicht gefressen werden.

Floristische Charakteristik

Im *Cyperetum flavescentis* ist die Gruppe der Charakterarten von Verband und Ordnung nur lückenhaft vertreten. Für diese Sonderstellung innerhalb des Verbandes ist, wie schon hervorgehoben wurde, das Getretenwerden des Standortes mit all seinen Begleiterscheinungen verantwortlich zu machen. Azidiphile Arten wie *Gypsophila muralis*, *Hypericum humifusum*, *Peplis portula* etc. sind infolge der neutralen bis basischen Bodenreaktion ausgeschlossen. Der Tritt verhindert ferner das Aufkommen allzu empfindlicher Arten wie *Lythrum hyssopifolia*, *Juncus tenageja* etc.

Folgende Tabelle gibt die vollständige charakteristische Artenkombination des *Cyperetum flavescentis*. Sie ist aus den Listen von Aichinger, Baumann, Braun-Blanquet, Koch, Libbert und eigenen Beobachtungen zusammengestellt.

Assoziations-Charakterarten

T [1])	Cyperus flavescens	H	Trifolium fragiferum
H	Carex oederi ssp. pulchella	T	Blackstonia perfoliata
H	Carex distans var. neglecta	H	Lotus tenuis
H	Juncus tenuis	T	Fimbristylis annua

[1]) Erläuterungen der Abkürzungen s. p. 32.

Verbands-Charakterarten

T	Cyperus fuscus	T	Limosella aquatica
T	Gnaphalium uliginosum	T	Potentilla supina
T	Isolepis setacea		Moose
T	Centunculus minimus	T	Riccia glauca
H(T)	Plantago intermedia	T	Archidium phascoides
T	Panicum ischaemum		

Ordnungs-Charakterarten

T	Juncus bufonius		Moose
T	Centaurium pulchellum	T	Riccia bifurca

Differenzialarten und Begleiter

H	Juncus compressus diff. [2])	T	Sagina procumbens
G	Eleocharis uniglumis diff.	T	Euphrasia serotina
G	Eleocharis pauciflora diff.	T	Linum catharticum
G	Blysmus compressus diff.	H	Potentilla erecta
H	Triglochin palustre diff.	G	Potentilla reptans
H	Carex panicea diff.	H	Potentilla anserina
H	Carex flava diff.	H	Leontodon autumnalis
H	Juncus articulatus	T	Polygonum aviculare
H	Prunella vulgaris	H	Plantago major
H	Carex diversicolor	H	Lolium perenne

Die Begleiter setzen sich zusammen einerseits aus ubiquistischen Tretpflanzen der Wege (*Plantago major*, *Lolium perenne* etc.), anderseits, und zwar hauptsächlich, aus Flachmoor- und *Molinietum*-Pflanzen (*Eleocharis uniglumis* und *pauciflora*, *Blysmus compressus*, *Triglochin palustre* etc.).

Typus und Faziesbildungen

Verschiedene Intensität von Tritt und Bodenfeuchtigkeit erzeugt deutliche Unterschiede in der Bestandesausbildung. Darum kann zwischen einem therophytenreichen Initialstadium, das sich in den Karrengeleisen der Riedwege und an Viehtränken ausbildet, und einem hemikryptophytenreichen Stadium auf den Wegen selbst und auf Viehweiden scharf unterschieden werden.

Die Differenzialarten des Initialstadiums, das ich als *Cyperetum flavescentis typicum* bezeichnen möchte, sind *Cyperus fuscus* und *Isolepis setacea*. Hier können sich auch die zarten *Blackstonia serotina*, *Potentilla supina* und die im *Cyperetum* allerdings nur spo-

[2]) diff. = differenziell gegenüber den andern Nanocyperion-Gesellschaften.

radisch auftretende *Limosella aquatica* (s. Br.-Bl., Schedae ad fl. raet. VIII [1925] Nr. 774) einstellen. Reichlich sind *Centunculus minimus* und *Centaurium pulchellum* vorhanden, weil diese Stellen infolge der grossen Nässe nur selten getreten werden und darum auch zarten Pflänzchen mit rascher Entfaltung erlauben, ihre Entwicklung abzuschliessen.

An etwas trockeneren Orten bildet sich die hemikryptophytenreiche Subassoziation aus. Sie wurde von Koch (l. c.) mit dem Namen *«Cyperetum flavescentis juncetosum compressi»* belegt. Am besten entwickelt sie sich auf den Wegen zwischen dem intensiv getretenen Pfad und den beidseitigen Karrengeleisen. Da entfalten sich *Trifolium fragiferum*, *Juncus compressus* und *J. tenuis* optimal. Den Therophyten steht hier nur wenig Platz zur Verfügung, sie figurieren darum nur mit ca. 35 % der Gesamtartenzahl. Zahlreiche Tretpflanzen der Wege bilden hier die Begleiter der Gesellschaft. Die Bestände dieser Subassoziation sind oft vom *Lolieto-Juncetum compressi* der trockeneren Feld- und Wiesenwege durchdrungen und ergeben das trockenste Endstadium des *Cyperetum flavescentis*, welches durch das Vorherrschen von *Potentilla anserina* und *Leontodon autumnalis* gekennzeichnet ist.

An den meist begangenen Stellen der Riedwege und auf nassen Viehweiden stellt sich die *Cyperus flavescens*-reiche Fazies ein. *Cyperus flavescens* zusammen mit *Carex oederi (typ.* und *pulchella)* werden vom Vieh nicht gefressen und sind zudem gegen Trittverletzungen äusserst widerstandsfähig, was das Dominieren dieser Arten an den erwähnten Orten bedingt.

Koch (1934 p. 188 f.) gibt eine *Fimbristylis annua*-Fazies des *Cyperetum flavescentis* vom Lago Maggiore an.

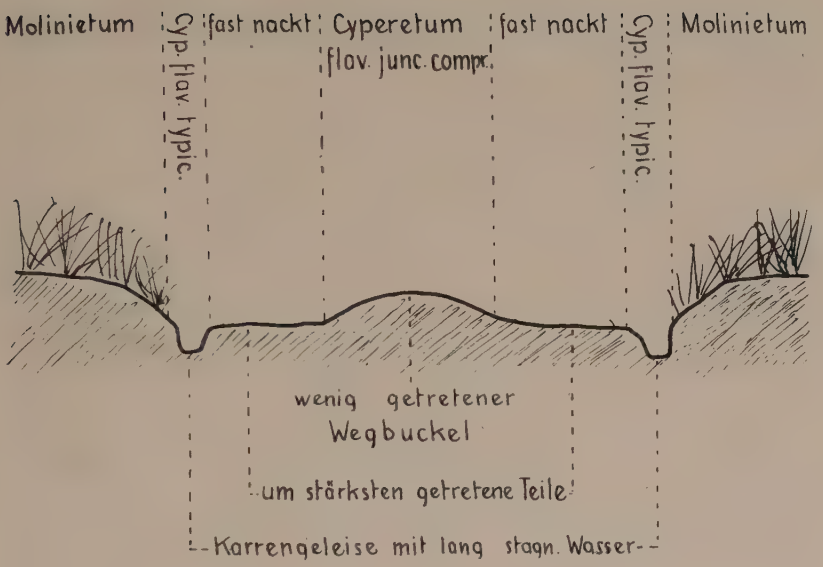
Halophile Varianten (oder eigene Assoziation?) des *Cyperetum flavescentis* sind mir nur aus der Literatur bekannt. Sie zeichnen sich durch verschiedene halophile Arten aus, wie *Glaux maritima*, *Juncus Gerardi*, *Spergularia salina*, *Atropis distans*, *Samolus Valerandi* u. a. (s. Dzuibaltowsky, 1915; Lippmaa, 1932 p. 33 *«Juncus Gerardi*-Assoz.»; Höck, 1901 p. 367—389; Drude, 1896 p. 388; Tüxen, 1931 p. 83; Libbert, 1932 p. 33). Da es sich stets nur um einfache Pflanzenlisten handelt, kann ich nicht entscheiden, wie weit das für das *Nanocyperion* Typische reicht, bzw.

Phot. E. Spaar

Phot. E. Spaar

Abb. 8 u. 9. **Isolepis-Stellaria uliginosa-Assoziation**

Von Karrengeleisen durchfurchter schattiger Waldweg, Mulde mit lang stagnierendem Wasser. Erkennbar sind Polygonum hydropiper, Juncus effusus, Alisma plantago aquatica, Ranunculus flammula, Callitriche stagnalis, Bidens tripartitus, Gnaphalium uliginosum etc. Beide Ansichten vom selben Bestand. — Dammerkirch, Elsass (Dép. Haute Rhin, France), Ende September 1935.



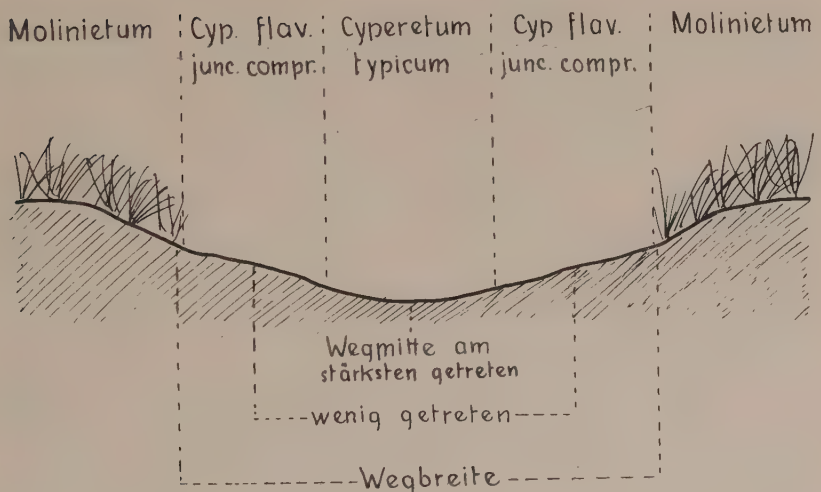


Fig. 9

Standort von Typus und Juncus compressus-Subassoziation des Cyperetum flavescentis

Im Winter und Frühling überschwemmte Riedwege

ob eventuell Mischungen mit echt halophilen Dünengesellschaften vorliegen.

Soziologische Struktur

Organisationshöhe. Das *Cyperetum flavescentis* ist die höchst organisierte und meist gefestigte Assoziation des ganzen Verbandes, was sich schon aus der Tatsache ergibt, dass man am selben Ort sehr wohl mehrere Jahre hindurch nahezu identische Assoziationsbestände antreffen kann. Die relativ grosse Stabilität rührt von der überwiegenden Zahl mehrjähriger Arten im Lebensformenspektrum her; diese machen nämlich beim *Cyperetum flavescentis juncetosum compressi* 60—70 % aus. Die Beziehungen zu den vorwiegend hemikryptophytischen Wiesen- und Weggesellschaften sind mannigfaltiger Art, während die charakteristischen Züge des therophytischen *Nanocyperion*-Verbandes ganz zurücktreten und sich auf das Vorhandensein einiger weniger Charakterarten beschränken, wie z. B. *Centaurium pulchellum*, *Juncus bufonius*, seltener *Panicum ischaemum* und *Plantago intermedia.*

Wesentlich unbeständiger sind die Bestände des *Cyperetum typicum*, weil in diesem die Therophyten mit 50—60 % vertreten sind und zudem durch die Menge ihrer Individuen dominieren. Diese an Einjährigen reiche Ausbildung trägt in allen Teilen die Merkmale des *Nanocyperion*-Verbandes und lässt sich sowohl floristisch-soziologisch als auch ökologisch-biologisch sehr gut mit dessen übrigen Assoziationen vergleichen. Die Bedeckung erreicht in den Beständen des *Cyperetum typicum* nie mehr als ca. 60—70 %, während die Pflanzen der *Juncus compressus*-Subassoziation sehr oft ganz decken und dadurch die Entwicklung von Therophyten von vorneherein sehr schwierig gestalten.

Sprossformen. Die vielen Therophyten des *Cyperetum typicum* zeichnen sich wie diejenigen aller übrigen *Nanocyperion*-Assoziationen durch ihre Kleinheit aus, eine Eigenschaft, welche durch die Kürze der zur Verfügung stehenden Vegetationszeit bedingt wird. Es ist aber bezeichnend, dass diese nicht etwa zur Verminderung des Blütenreichtums oder der Samenproduktion führt, sondern lediglich die Entfaltung der vegetativen Teile hemmt. Ein 3 cm hohes *Cyperus flavescens*-Pflänzchen trägt fast ebensoviele Blüten und

Früchte wie ein solches von 20 cm Höhe. Zudem kürzt der Zwergwuchs nicht nur die Dauer der Entwicklung beträchtlich ab, sondern bedingt auch gesteigerte Unempfindlichkeit gegen Trittverletzungen.

Beim *Cyperetum flavescentis juncetosum compressi* ist es nicht mehr in erster Linie die Kürze der Entwicklungszeit, sondern unmittelbar der Tritt mit seinen Nebenerscheinungen, der hauptsächlich die Artenauslese besorgt und die Lebens- und Sprossformen bestimmt. Die Fähigkeit, auch nach Trittverletzung noch zu blühen und zu fruchten, gibt den Ausschlag. In der Tat hält es manchmal schwer, ein völlig unbeschädigtes Individuum zu finden.

Schichtung und Minimalraum. Die Bodenschicht fehlt der hemikryptophytischen Subassoziation meist, weil die zarten Kryptogamen auch den geringsten Tritt kaum auszuhalten vermögen, während das *Cyperetum typicum* stets einige Moose und Algen beherbergt, z. B. *Riccia sp.*, *Climacium dendroides*, *Nostoc sp.* etc. und sich sehr hübsch in das allgemeine Bild der *Nanocyperion*-Gesellschaften einfügt.

Der Minimalraum beträgt bei dem therophytischen *Cyperetum typicum*, den übrigen *Nanocyperion*-Assoziationen entsprechend, nur 1 m². Bei der *Juncus compressus*-Subassoziation misst er dagegen 2—4 m², was die höhere Organisation der Subassoziation und ihre Sonderstellung innerhalb des Verbandes klar beleuchtet.

Die strenge Abhängigkeit des *Cyperetum typicum* von Standorten mit lang stagnierendem Wasser bedingt eine stets geringe Ausdehnung der Bestände, da nur schmale Karrengeleise und Fahrrinnen, kleine Vertiefungen und Mulden den vielen kleinen therophytischen Hygrophyten optimale Bedingungen bieten. — Wesentlich grössere Flächen besiedelt die gefestigtere *Juncus compressus*-Subassoziation auf Riedwegen oder gar auf feuchten Viehweiden, wo 200—500 m² messende Flächen keine Seltenheit sind.

Periodizität

Die vielen Frühjahrskeimer des therophytenreichen *Cyperetum typicum* zeichnen sich durch äusserst rasche Entfaltung aus. Sie blühen erst Ende Sommer, wenn die Standorte vom lange stagnierenden Wasser freigegeben sind. Dabei wird nur ein einziger Aspekt ausgebildet. In knapp 2 Monaten ist die Entwicklung be-

reits vollständig abgeschlossen, und dann beginnt oft wieder die Ueberflutung des Standortes durch die herbstlichen Hochwasser.

Anders verhält sich das *Cyperetum flavescentis junc. compressi*, dessen Standorte nur durch kurz dauernde Hochwasser überflutet werden. Bei diesem können im Gegensatz zum *Cyperetum typicum* deutlich zwei Aspekte unterschieden werden, ein sommerlicher, der durch die Blütezeit des *Cyperus flavescens*, der *Juncus*-Arten, des *Trifolium fragiferum* und *repens* etc. bedingt wird, und ein herbstlicher, in welchem *Leontodon autumnalis*, *Centaurium pulchellum* und *Euphrasia serotina* hervortreten.

Oekologie

Das *Cyperetum flavescentis* besiedelt mit seiner vollständigen, charakteristischen Artenkombination nur künstliche, vom Menschen geschaffene Standorte. Es weist aber zweifellos auch vollkommen unberührte Besiedlungsorte wie Quellfluren, Seeufer usw. auf, findet sich aber an diesen natürlichen Fundstellen stets nur in fragmentarisch entwickelten Ausbildungen, so dass diese *Nanocyperion*-Gesellschaft in ihrer vollständig typischen Ausbildung als anthropogen betrachtet werden darf.

Das *Cyperetum flavescentis* bevorzugt nasse Riedwege mit tiefen Karrengeleisen, Viehtränkestellen usw., bisweilen auch feuchte Stellen an Hanfrozen, Schweinsweiden und Viehweiden, die bei Hochwasser überschwemmt und berieselt werden. Durch das Befahren und Begehen dieser stets wasserreichen Orte entstehen zahlreiche nackte Stellen, seien es Radspuren oder Eindrücke von Schuh und Huf. Die Mulden, Vertiefungen und Gräben füllen sich bald mit Regenwasser, das infolge der Undurchlässigkeit der tonigen Böden stagniert. Auch nach lang andauernder Trockenheit sind diese Stellen stets noch stark durchfeuchtet; ist doch die Wasserkapazität dieser Böden sehr gross, nämlich 41,6 % (Mittel aus 6 Proben). Absolut genommen ist diese Zahl etwas niedrig; aber in Anbetracht der 57,4 % fester Bestandteile, welch hoher Wert durch Grobsand bedingt wird, der mit Kieselsteinen untermischt ist, muss die Wasserkapazität als relativ hoch bezeichnet werden. Der Wassergehalt beträgt im Mittel 36,7 %, liegt also nur um 5 % unter dem maximalen Wert.

Folgende Zahlen, die ich mit Hilfe von Siegrists Methode (1933) mit 7 cm-Zylindern erhalten habe, belegen das oben Gesagte; sie stammen aus dem Reussdelta bei Flüelen vom 16. 9. 1934:

Tabelle 7

Cyperetum flavescentis: Luft- und Wasserverhältnisse des Bodens

Probe	1	2	3	4	5	6	Mittel
Luftgehalt	7,9	3,5	5,4	7,7	5,7	5,2	5,9
Luftkapazität	1,4	0,7	0,4	1,5	1,2	1,0	1,0
Wassergehalt	37,0	37,2	37,8	38,8	32,1	37,4	36,7
Wasserkapazität	43,5	40,0	42,8	45,0	36,6	31,6	41,6
feste Bestandteile	55,1	59,3	56,8	53,5	62,2	57,6	57,4

Die extrem geringe Luftkapazität, der sehr kleine Luftgehalt und der geringe Unterschied zwischen den Werten von Wassergehalt und Wasserkapazität sind für die Standorte auch dieser Nanocyperion-Gesellschaft typisch.

Diese Böden sind von tonig-plastischer, bisweilen zäh-schlickiger Konsistenz, werden aber oft — besonders in den oberen Lagen — von gröberem angeschwemmtem Flussand oder einzelnen Kieselsteinen durchsetzt. Es sind durchwegs Böden mit Gleyprofil und intensiven Gleybildungen, die beim *Cyperetum typicum* ihr Maximum erreichen.

Die relativ grosse Stabilität und Organisationshöhe des *Cyperetum flavescentis* drückt sich auch in seinem Bodenprofil aus, indem darin ein deutlicher A-Horizont unterschieden werden kann. Während dieser aber beim *Cyperetum typicum* nur geringe Mächtigkeit und keinerlei Differenzierung aufweist, ist im Profil des höher organisierten, gefestigteren *Cyperetum flavescentis junc. compressi* eine deutliche Unterteilung des A-Horizontes in einen A_1- und einen A_2-Horizont festzustellen, die sich durch den verschiedenen Humusgehalt und die mehr oder weniger kräftige Durchwurzelung voneinander unterscheiden. Die Mächtigkeit dieser beiden A-Horizonte zusammen beträgt bis zu 4 cm. Der A-Horizont lässt sich oft wie ein Teppich als Ganzes vom darunter liegenden Gleyboden abheben und ist von ihm oft scharf abgesetzt und wie durch eine Scheidewand getrennt. Selten können in der Gleyschicht auch zwei Horizonte, nämlich ein G_1 und ein G_2-Horizont, unterschieden werden, indem vereinzelte Wurzeln bis in die obersten Gleyschichten hinabreichen, wo die rostbraunen Flecken nicht dieselbe Intensität

aufweisen wie im etwas tiefer liegenden, undeutlich abzugrenzenden G_2-Horizont.

Das Betreten dieser nassen, quelligen Stellen durch Mensch und Vieh schafft aber nicht nur nackte Stellen und verhindert die Einwanderung nicht an den Tritt angepasster, mehrjähriger Arten, sondern hat auch eine beträchtliche Zufuhr von Stickstoffverbindungen zur Folge. Auf dieselbe Weise erhalten diese Stellen oft auch Spuren von Na Cl.

Das *Cyperetum flavescentis* weicht in seinen Ansprüchen an die Bodenreaktion von den übrigen *Nanocyperion*-Gesellschaften etwas ab, indem es nicht nur neutrale, sondern auch schwach basische Böden besiedelt. Die von mir gemessenen pH-Werte von *Cyperetum*-Böden schwanken zwischen 6,7 und 7,8 (8,1).

Das Lichtbedürfnis dieser zwerghaften Rasengesellschaft ist sehr ausgesprochen. Beschattung durch benachbarte Weidengebüsche wird von ihr nicht ertragen, so dass sich die Besiedlung auf unbeschattete Stellen beschränkt.

Verbreitungsbiologisches

Das Betreten der Standorte des *Cyperetum flavescentis* wirkt artenauslesend sowohl durch die Vernichtung aller nicht an den Tritt angepassten Pflanzen, als auch positiv durch Begünstigung der an epizoische Verbreitungsweise angepassten Arten. Besonders ist Schleimabsonderung bei den Arten des *Cyperetum flavescentis* sehr verbreitet. So zeichnen sich die Samen der beiden *Plantago*-Arten *major* und *intermedia* durch äusserst starke Schleimabsonderung aus, während z. B. die dem *Cyperetum* fehlende *Plantago media* der benachbarten trockeneren Mähwiesen diese Fähigkeit nicht besitzt. In der Gattung *Juncus* ist ähnliches zu beobachten: die stärksten Schleimbildner sind gerade Charakterarten bzw häufige Begleiter dieser Tretpflanzengesellschaft, nämlich *Juncus tenuis*, *J. compressus* und *J. articulatus*. Der ebenfalls häufige *Juncus bufonius* bildet keinen Schleim; er wird anemochor verbreitet (1 Same wiegt nur 0,022 mg!).

Hygrochasie ist nur in verschwindendem Masse vorhanden, so bei *Prunella vulgaris* und der seltenen *Limosella aquatica*, während die für den *Nanocyperion*-Verband charakteristischen Anemo-

choren-Gruppen der Körnchenflieger und Staubschweber auch im *Cyperetum* mehrere Arten stellen, nämlich *Centunculus minimus*, *Centaurium pulchellum*, *Juncus bufonius*, *Panicum ischaemum*, *Blackstonia serotina*, *Cyperus flavescens* und *fuscus*, *Isolepis setacea*, *Sagina procumbens*.

Die verbreitungsbiologische Sonderstellung des *Cyperetum flavescentis* innerhalb des Verbandes ist durch das Hervortreten der Epizoochoren und durch das Zurücktreten der hygrochastischen Verbreitungsweise gekennzeichnet.

Sukzession

Die Sukzessionsverhältnisse des *Cyperetum typicum* und der *Juncus compressus*-Subassoziation müssen getrennt behandelt werden. Während nämlich das *Cyperetum typicum* eine sekundäre Pioniergesellschaft auf fast nacktem Boden darstellt und seinen Standort nur dank der ausgesprochenen Periodizität der winterlichen Ueberflutung behauptet, stellt das *Cyperetum flavescentis juncetosum compressi* den Ersatz für die zertretene Flachmoorgesellschaft dar, von welcher etliche Arten in stark verminderter Vitalität im *Cyperetum* weiterzuleben vermögen; bei Nichtbenützung des Riedweges stellt sich die Flachmoorgesellschaft sogleich wieder ein.

Im Herbst kann auch, allerdings ausschliesslich in den Beständen des *Cyperetum typicum*, die bei allen übrigen *Nanocyperion*-Gesellschaften beobachtete Ablösung durch eine Assoziation des *Polygono-Chenopodion*-Verbandes festgestellt werden, indem *Polygonum*-, *Bidens*- und *Sonchus*-Arten aufkeimen, allerdings infolge des Tritts stets in etwas undeutlicher und nur fragmentarischer Ausbildung.

Hört der Tritt und das Befahren auf, so setzt in den Beständen des *Cyperetum typicum* eine eigentliche Verlandung im Kleinen ein, indem sich auf Kosten der Therophyten besonders verschiedene *Carex*-Arten mächtig ausdehnen. Bald keimen auch *Salix*-Arten auf, die ihrerseits die Vorstufe zum Erlen-Auenwald darstellen. Die Bestände der hemikryptophytenreichen Subassoziation werden, wie bereits erwähnt, vom umgebenden *Molinietum coeruleae* erdrückt, das seinerseits infolge der vermehrten Humusbildung die Vorstufe trockenerer Waldtypen sein kann.

Geographische Verbreitung

Gute Bestandesaufnahmen des *Cyperetum flavescentis* liegen nur aus Zentraleuropa vor. Besonders in der Schweiz kommt diese reizende Zwergrasengesellschaft ziemlich häufig vor und ist von zahlreichen Autoren untersucht und beschrieben worden. Eine gute und eingehende Beschreibung des *Cyperetum flavescentis* gibt Koch (1926, p. 25) für die Linthebene, in der es samt seiner hemikryptophytenreichen Subassoziation in guter Ausbildung vorkommt. Koch gibt das *Cyperetum* ferner für das aargauische Reussgebiet an. Von den Ufern des Bodensees hat es schon Baumann (1911 p. 502) beschrieben. Ziemlich sicher ist diese Gesellschaft auch an den Ufern und in den Riedwiesen des Bieler-, Neuenburger- und des Genfersees zu finden; wenigstens machen dies zahlreiche floristische Angaben wahrscheinlich. Aber nicht nur in den Flussauen und an den Ufern der grossen Seen ist das *Cyperetum flavescentis* zu Hause, sondern es dringt auch in die Alpentäler ein und steigt z. B. im Bündner Oberland und im Schanfigg über 1000 m hinauf. Aus Graubünden ist es durch Braun-Blanquet (l. c.) unter dem Namen *Juncus compressus-Parvocyperus*-Assoziation bekannt geworden, ferner durch Braun-Blanquet und Moor (1935), welch letztere auch einzelne Aufnahmen geben. Schnyder (1930 p. 146) beschreibt eine verarmte Ausbildung des *Cyperetum flavescentis* vom Alviergebiet, während ich im Reussdelta bei Flüelen strukturell und floristisch optimal ausgebildete Bestände angetroffen habe. Aus dem Wallis hat Gams (1927 p. 311 f.) die hemikryptophytenreiche Subassoziation unter dem Namen «*Juncetum compressi*» bekannt gemacht.

In Deutschland scheint diese Gesellschaft ebenfalls verbreitet zu sein; sie ist mir aber nur durch Frase (1928) für Posen-Westpreussen, durch Libbert (1931 p. 29 und 1932 p. 30) für Brandenburg und durch Tüxen (in litt.) für das nordwestdeutsche Flachland bekannt geworden. Aichinger (1933 p. 58) beschreibt das *Cyperetum flavescentis* von Südkärnten. Auf Grund von floristischen Beobachtungen (s. Hermann, 1912) verläuft die Nordgrenze der meisten Assoziations-Charakterarten des *Cyperetum flavescentis* über Jütland-Südschweden-Estland und Ostpreussen, so z. B. für *Cyperus fuscus* und *C. flavescens*, *Juncus tenuis*, *Carex*

distans, *Trifolium fragiferum*, *Centunculus minimus*. Darum darf angenommen werden, dass die soeben skizzierte Linie auch die Nordgrenze des Verbreitungsareals des *Cyperetum flavescentis* darstellt. Die Südgrenze ist schwer anzugeben. Koch (1934 p. 188 f.) gibt für den Lago Maggiore gut entwickelte *Cyperetum flavescentis*-Bestände an (allerdings eine an *Fimbristylis annua* reiche Fazies), während im untern Po-Gebiet die entsprechenden Standorte vom *Fimbristyletum* eingenommen werden (Braun-Blanquet und Moor, 1935 p. 10 f).

Gebiete mit Mittelmeerklima werden vom *Cyperetum* gemieden, so dass die Nordgrenze der Mediterranregion sicher südlich des Verbreitungsgebietes auch dieser *Nanocyperion*-Gesellschaft verläuft. Im atlantischen Westen geht das *Cyperetum flavescentis* anscheinend im *Cicendietum filiformis juncetosum tenuis* auf (Allorge, 1922 p. 270 f.) und erlangt erst in Zentraleuropa selbständigen Assoziationscharakter. Seine Westgrenze fällt darum auf weite Strecken mit der Ostgrenze des *Cicendietum* zusammen und verläuft demnach ungefähr folgendermassen: Rhone-Saône-Vogesen-Maas-Oldenburg-Elbemündung. Die Ostgrenze scheint klimatisch bedingt zu sein, indem das *Cyperetum flavescentis* dem trockeneren Osteuropa (Ostpolen, Russland etc.) fehlt. Die östlichsten Punkte dürften in Mittelpolen (Warschau?) und im Donaugebiet (Siebenbürgen-Banat [ob bis in die Walachei?]) zu suchen sein.

1. Anhang: Fimbristyletum annuae. Aus Norditalien ist durch Braun-Blanquet (in Br.-Bl. und Moor, 1935 p. 10 f.) eine dem *Cyperetum flavescentis* nahestehende Assoziation bekannt geworden, die durch das reiche Vorkommen von *Fimbristylis annua* gekennzeichnet ist. Der Standort dieser als «*Fimbristyletum annuae*» bezeichneten Gesellschaft stimmt mit denjenigen des *Cyperetum* überein. Die Tatsache, dass im *Fimbristyletum Juncus bufonius*, *Lythrum hyssopifolia* und *Centaurium pulchellum* vorkommen, macht seine Zugehörigkeit zur Ordnung der *Isoëtetalia* sehr wahrscheinlich. Die *Fimbristylis annua*-Assoziation ist aber noch zu wenig studiert, als dass diese Frage schon jetzt definitiv entschieden werden könnte.

Möglicherweise handelt es sich bei *Fimbristyletum* und *Cyperetum* um vikarisierende Assoziationen; die trennende Linie verläuft

jedoch nicht von Osten nach Westen, sondern vielmehr von Süden nach Norden, indem die *Fimbristyletum*-Standorte Oberitaliens die westlichsten Ausläufer einer erst weiter östlich vollentwickelten Gesellschaft darstellen.

2. *Anhang: Lolieto-Juncetum compressi.* Das *Lolieto-Juncetum compressi* der trockenen Feld- und Wiesenwege (mit *Lolium perenne*, *Plantago major*, *Juncus compressus* und *Leontodon autumnalis* als Charakterarten) mischt sich in den feuchteren Teilen der Wege bisweilen mit Beständen des *Cyperetum flavescentis juncetosum compressi.* Es fehlen ihm aber jegliche *Nanocyperion*-Arten wie *Juncus bufonius*, *Centaurium pulchellum* oder *Centunculus minimus.* Im Gegensatz zum seltenen, verhältnismässig locker gefügten *Cyperetum flavescentis* stellt das *Lolieto-Juncetum compressi* eine sehr häufige und weit verbreitete Gesellschaft von festem, beständigem Gefüge dar. Sie ist arm an Charakterarten, wird aber durch die grosse Stetigkeit einiger trivialer Tretpflanzen gut gekennzeichnet und erhält durch den markantesten ökologischen Faktor ihres Standortes, den Tritt, ausgesprochene Individualität.

C. Isoëtion Br.-Bl.

Einleitung

Der *Isoëtion*-Verband bietet noch in vermehrtem Masse, als dies das mitteleuropäische *Nanocyperion* tut, starkes floristisches Interesse, sind doch alle Charakterarten seiner Assoziationen selten bis sehr selten mit z. T. verblüffend disjunkter Verbreitung. Seiner Verbreitung nach ist er streng westmediterran. Die Süd- und die Nordgrenze des Mittelmeerklimas bilden ausnahmslos die Grenzen des Verbreitungsareals dieses Verbandes. Seine einzelnen Assoziationen sind sehr gut charakterisiert und können floristisch streng gegeneinander abgegrenzt werden.

Der Name *Isoëtion* wurde dem Verband auf Grund des Vorkommens mehrerer Arten der Gattung *Isoëtes* gegeben, nämlich der geophytischen *Isoëtes setaceum*, *I. Duriaei*, *I. hystrix* und *I. adspersum*, die fast ausschliesslich in diesen Assoziationen vorkommen. Die hemikryptophytischen mitteleuropäischen Arten *Isoëtes lacustre* und *echinosporum* dagegen stellen Charakterarten von Gesellschaften der Ordnung der *Litorelletalia* dar, die organisatorisch weit gefestigter ist als die *Isoëtetalia* und deren Assoziationen eine längere oder sogar ständige Ueberflutung benötigen.

Der *Isoëtion*-Verband umfasst nach den heutigen Kenntnissen 4 südeuropäische und 3 nordafrikanische Gesellschaften, die alle nur von wenigen Standorten bekannt geworden sind.

In Südfrankreich sind es:

1. *Isoëtetum Duriaei* Br.-Bl, *(association à Juncus capitatus et Isoëtes Duriaei).*
2. *Elatinetum macropodae* Br.-Bl. *(association à Elatine macropoda et Herniaria glabra)*
3. *Myosuro-Bulliardetum Vaillantii* Br.-Bl. *(association à Bulliarda Vaillantii et Myosurus minimus)*
4. *Isoëtetum setacei* Br.-Bl. *(association à Juncus pygmaeus et Isoëtes setaceum).*

In Nordafrika:

5. *Juncus capitatus-Isoëtes hystrix-Assoziation* Br.-Bl.

6. *Laurentio-Anthoceretum dicholomi* Br.-Bl. *(association à Laurentia Michelii et Anthoceros dicholomus)*
7. *Isoëtetum adspersi* Br.-Bl. *(association à Isoëtes adspersum et Nitella capitellata).*

Im Frühling 1935 hatte ich Gelegenheit, unter Herrn Dr. Braun-Blanquets Leitung während eines Monats die vier südeuropäischen *Isoëtion*-Gesellschaften kennen zu lernen und zu studieren. In seiner Arbeit von 1935 hat Braun-Blanquet eine floristisch-biologische Beschreibung aller *Isoëtion*-Gesellschaften gegeben. Es kann sich darum hier nur um eine vorläufige ökologische Charakterisierung dieser Assoziationen handeln, die den Zweck hat, die zwischen *Nanocyperion* und *Isoëtion* bestehenden floristischen Beziehungen ökologisch-biologisch zu begründen und eine ökologisch-biologische Parallele zum *Nanocyperion* herauszuarbeiten.

Floristische Charakteristik

Alle Verbands-Charakterarten des *Isoëtion* sind mediterran. Es sind:

Lythrum thymifolia	*Polygonum aviculare litorale*
Polygonum romanum	*Riccia Bischoffii*
Lotus angustissimus	*Riccia sp.*
Centaurium (Erythraea) maritimum	

Auch unter den Assoziations-Charakterarten finden sich zahlreiche echt westmediterrane Arten, wie *Marsilia pubescens*, *Pilularia minuta*, *Peplis hispidula*, die verschiedenen *Isoëtes*-Arten u. a. (s. auch Abb. 1 und 10). Sehr viele greifen aber auch auf das *Nanocyperion* Mitteleuropas über und sind als übergreifende Charakterarten zu bezeichnen. Während sie im Mittelmeergebiet ausschliesslich in den Gesellschaften des *Isoëtion*-Verbandes vorkommen, sind sie in Mitteleuropa ohne Ausnahme in den *Nanocyperion*-Assoziationen zu finden. Da nun die beiden Verbände sich in ihrer Verbreitung gegenseitig ausschliessen, so dass sich also ihre Verbreitungsareale nirgends überdecken, sind die übergreifenden Charakterarten im Mediterrangebiet als Assoziations- oder Verbands-Charakterarten der *Isoëtion*-Gesellschaften, und in Mitteleuropa als Assoziations-Charakterarten der *Nanocyperion*-Gesellschaften zu bezeichnen. Sie lassen nicht nur die zahlreichen floristischen Beziehungen zwischen *Isoëtion* und *Nanocyperion* erkennen, son-

dern helfen auch mit, die höhere Einheit, die Ordnung der *Isoëtetalia* zu charakterisieren (über die Arten selbst s. p. 12 f.).

Soziologische Struktur

Alle *Isoëtion*-Gesellschaften werden von der Lebensform des Therophyten beherrscht, haben demnach mehr oder weniger ephemeren Charakter und zeichnen sich je nach dem Gang der jährlichen Witterung durch grosse zeitliche Veränderung aus. Die örtlichen Veränderungen und Verschiebungen, die bei den *Nanocyperion*-Gesellschaften ebenfalls sehr ausgesprochen sind, fallen beim *Isoëtion* weg infolge der relikthaft strengen Lokalisierung auf wenige becken- oder muldenförmige Mare oder Weglein.

In der Struktur kommt nicht nur das Verbindende zum Ausdruck, was *Isoëtion* und *Nanocyperion* gemeinsam haben, sondern auch das Trennende. Die Kleinheit der die Gesellschaften aufbauenden Arten bedingt zu einem grossen Teil die geringe Grösse des Minimalraumes, der analog demjenigen der *Nanocyperion*-Assoziationen bei allen *Isoëtion*-Gesellschaften kaum 1 m² beträgt. Die kurze Entwicklungszeit, die darauf folgende extreme sommerliche Austrocknung und spätherbstlich-winterliche Ueberflutung des Standortes lassen nur ein äusserst lockeres Gesellschaftsgefüge aufkommen, wobei besonders beim *Myosuro-Bulliardetum* und *Elatinetum* der ephemere Charakter dieser vergänglichen Miniatur-Gesellschaften deutlich zutage tritt.

Während aber beim mitteleuropäischen *Nanocyperion* Geophyten so gut wie ausgeschlossen sind, beansprucht diese Lebensform im biologischen Spektrum einzelner mediterraner *Isoëtion*-Gesellschaften einen Fünftel der Artenzahl. Dadurch kommt ein weit gefestigteres Gesellschaftsgefüge zustande. Dies ist besonders beim *Isoëtetum Duriaei* und *Isoëtetum setacei* der Fall, indem in diesen beiden Gesellschaften die geophytischen *Isoëtes*-Arten die dominierenden Elemente darstellen und deshalb ihrer Gesellschaft eine relativ grosse Stabilität verleihen, welche zu der grossen zeitlichen und örtlichen Veränderung der meisten *Nanocyperion*-Assoziationen in krassem Gegensatz steht.

Die kleinen lockeren Räschen der Bestände der *Isoëtion*-Gesellschaften erreichen bisweilen kaum eine Höhe von 10 cm und erinnern mit ihrer Gleichförmigkeit, die durch das Vorherrschen einer

einzigen Art hervorgerufen wird, an kurz geschorene künstliche Rasen.

Periodizität

Die strenge Periodizität, welche sich aus der Ueberflutung und der periodischen Austrocknung der Standorte ergibt, ist ein Charakteristikum des jährlichen Entwicklungsganges der *Isoëtion*-Gesellschaften. Bei diesen schiebt sich aber im Gegensatz zum *Nanocyperion* im Hochsommer eine alles oberirdische Leben vernichtende Austrocknung ein, welcher von den perennierenden Gewächsen nur die widerstandsfähigsten Geophyten zu widerstehen vermögen (*Isoëtes!*).

Im Winter und Vorfrühling sind die Standorte überschwemmt; zum mindesten ist ihr Boden mit Wasser vollkommen gesättigt. Je nachdem das Jahr an Niederschlägen mehr oder weniger arm ist, trocknen die Standorte im Frühling früher oder später aus. Dann keimen die Pflänzchen der *Isoëtion*-Gesellschaften rasch auf. Schon nach einem Monat ist der ganze Boden von Tausenden winziger, meist schon blühender Pflänzchen locker besät, unter welchen sich auch zahlreiche Moose befinden. Nach Ablauf eines weiteren Monats sind nur noch die fruchtenden Ueberreste dieser vergänglichen Pflanzengesellschaften vorhanden. Am Grunde der Mare, wo das Wasser am längsten gestanden hat, blühen dann noch einige Arten. Unter diesen finden sich Reste der flottierenden Wassergesellschaft, die ihr Dasein kümmerlich in Landformen weiterzufristen versuchen. Sie gehören einer Gesellschaft des *Preslion cervini*-Verbandes an, welcher wohl ebenfalls den *Isoëtetalia* zuzurechnen ist.

Im Sommer trocknen diese Böden extrem aus und erhitzen sich stark. Dann bietet sich dem Besucher vollkommen nackter Boden und lässt die Fülle des Frühlings nicht ahnen. Nur die unterirdischen Organe der Geophyten halten am Standort aus und erweisen sich dadurch als sehr hitzeresistent. Die grossen Niederschläge des Spätherbsts füllen die Becken und Mulden wiederum mit Wasser. Dieses stagniert dann den ganzen Winter hindurch, und erst im nächsten Frühling, wenn der Wasserspiegel wieder sinkt und schmale Streifen wasserdurchtränkten Bodens freizugeben beginnt, erwachen die zierlichen *Isoëtion*-Pflänzchen zu neuem Leben. Die Hitze des Sommers und die Ueberflutung des Standortes im Win-

ter überdauern die meisten Blütenpflanzen als Samen, machen doch die Therophyten 70—80 % der Gesamtartenzahl aus.

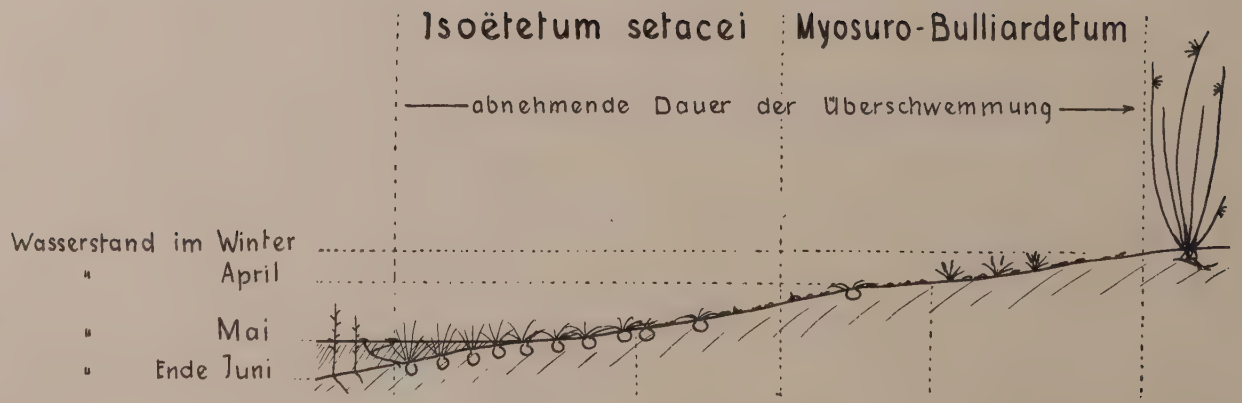
Oekologie

Das Hauptmerkmal im Haushalt aller *Isoëtion*-Gesellschaften ist ihr grosses Feuchtigkeitsbedürfnis. Die strenge Abhängigkeit von wassergesättigtem Boden lässt sie unmittelbar nach Freigabe des Standortes durch das Wasser keimen. Ueberflutung während der Vegetationsperiode ertragen sie ohne Schaden; grosse Trockenheit beschleunigt entweder den Entwicklungsgang ausserordentlich oder vernichtet in extremen Fällen sogar die ganze Pflanzendecke dieser Orte noch vor Abschluss der Fruchtreife.

Der Boden ist stets tonig-plastisch; seltener ist ihm Sand beigemischt. Ausgetrocknet weisen diese Böden grosse Trockenrisse auf und sind steinhart, so dass man oft auch mit der grössten Anstrengung die Siegrist'schen Stahlzylinder nicht in den Boden zu versenken vermag. Beim Uebergiessen mit Wasser schliessen sich 1 cm breite und 10 cm tiefe Spalten und Risse der Erde schon in ca. 20—30 Sekunden.

Auch der völlig mit Wasser gesättigte Ton weist bisweilen (besonders im *Myosuro-Bulliardetum* und im *Elatinetum*) noch eine unglaubliche Zähigkeit auf. Die geringe Luft- und die grosse Wasserkapazität dieser Böden ist darum verständlich. Die extremsten Werte ergaben sich beim *Elatinetum macropodae* und beim *Myosuro-Bulliardetum*, wo Werte von 1,2—1,5 % Luft- bzw. 48—54 % Wasserkapazität die Regel sind. Der Wassergehalt der Böden ist während der Vegetationsperiode stets hoch und vielfach nur um wenige Prozente tiefer als der Wert der Wasserkapazität. Nicht selten erweist sich der Boden sogar als völlig gesättigt, so z. B. im *Elatinetum*, wo *Damasonium polyspermum* sich optimal entfaltet, oder im *Isoëtetum setacei* in unmittelbarer Wassernähe. Dementsprechend ist der Luftgehalt stets sehr gering (Näheres über die einzelnen Assoziationen s. Tabelle 8 p. 130).

Interessante Ergebnisse liefern auch die Infiltrationsversuche. Der tonig-schlickigen Struktur entsprechend sickert das Wasser sehr langsam in den Boden, bisweilen so langsam, dass man eigentlich von Stagnieren sprechen könnte. Im sandig-tonigen Boden des *Isoëtetum Duriaei* brauchten 100 cm^3 Wasser, um auf einer Fläche

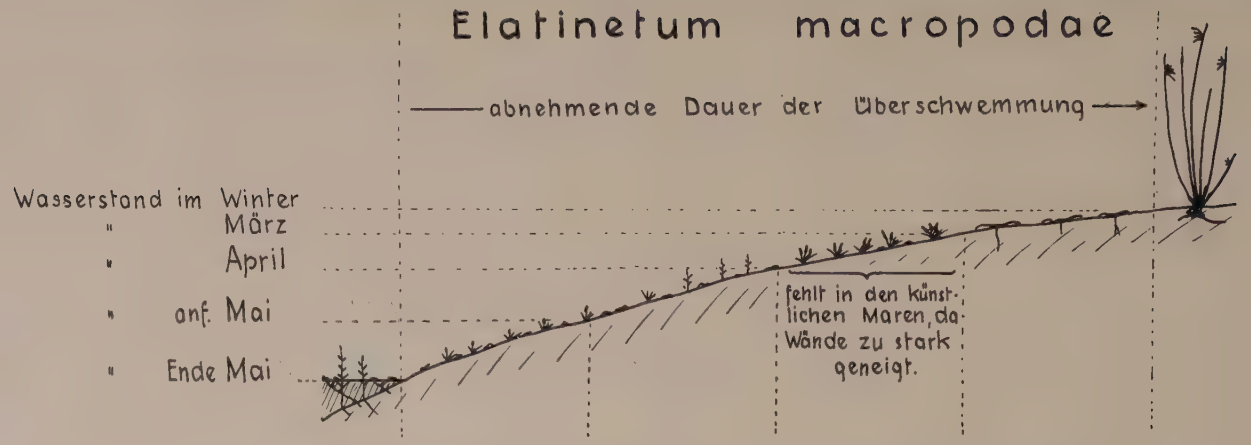


Floristische Zusammensetzung	Preslion-Gesellschaft	Isoëtes setaceum Marsilia, Pilularia Juncus pygmaeus Ranunculus laterifl.	Uebergangszone		Bulliarda Vaill. Myosurus minimus Veronica acinifolia Peplis hispidula	Juncus conglom.-Horste
Temp. u. u. O. des Wassers bzw. Bodens in ° C um 13 h	30,3	29,2	—	—	39,2	—
pH des Wassers bzw. Bodens	7,25	6,45	6,48	6,64	6,94	—
Wassergehalt (Gew. %)	—	55,0	39,8	29,0	18,8	—
Wassergehalt (Vol. %)	—	49,6	—	—	29,3	—
Luftgehalt (Vol. %)	—	4,0	—	—	9,9	—

Fig. 10
Floristische und ökologische Verhältnisse an den Maren von Roquehaute bei Vias (Dép. Hérault, France) am 12. Mai 1935

Phot. E. Spaar

Abb. 10. **Charakterarten der Isoëtion-Gesellschaften**
1. Juncus pygmaeus. 2. Ranunculus laterifolius. 3. Isoëtes setaceum. 4. Juncus capitatus. 5. Lotus coimbrensis. 6. Isoëtes Duriaei. 7. Damasonium polyspermum. 8. Veronica acinifolia. 9. Myosurus minimus. ½ nat. Gr.



Floristische Zusammensetzung	Preslion-Gesellschaft	Damasonium, Mentha puleg., Ranunc. Baud.	Elatine macrop. Lythrum bibract.	Myosurus min. Coronop. Ruelli Polygonum lit.	Herniaria glabra Juncus Juncus bufonius conglom.- Trifolium resup. Horste
Temp. u. u. O. des Wassers bzw. Bodens in ° C um 13 h	29,5 30,2	27,6 28,9	—	—	38,3 40,1 —
pH des Wassers bzw. Bodens	8,50	7,34	7,50	6,89	7,49 —
Wassergehalt (Gew. %)	—	48,5	29,8	19,3	6,8 —
Wassergehalt (Vol. %)	—	53,6	35,4		23,4 —
Luftgehalt (Vol. %)	—	3,2	15,0		24,2 —

Fig. 11
Floristische und ökologische Verhältnisse an den Maren von Rigaud bei Agde (Dép. Hérault, France) am 14. Mai 1935

von 35,7 cm² (Querschnitt eines Siegristzylinders) einzusickern, ca. 30—40 Minuten, während für die drei übrigen Gesellschaften die entsprechende Zeit zwischen 50 Minuten und 2 Stunden liegt. Der extremste Wert betrug im *Myosuro-Bulliardetum* volle 7 Stunden; etwas weniger, nämlich 6½ Stunden, brauchten 100 cm³ an einer stark ausgetrockneten Stelle im *Elatinetum macropodae*, an welcher Herniaria glabra vorherrschte. Der Grad der Wassersättigung bzw. Austrocknung des Bodens spielt also für die Einsickerung des Wassers keine wesentliche Rolle.

Tabelle 8

Isoëtion-Gesellschaften: Luft- und Wasserverhältnisse der Böden.

Assoziation	Datum	Luft-gehalt	Luft-kapaz.	Wasser-gehalt	Wasser-kapaz.	feste Bestandteile
Elatinetum macr.						
Damasonium im Opt.	14. 5.	3,2	3,2	53,6	53,6	43,2
Myosurus im Opt.	14. 5.	9,2	1,8	42,4	49,8	48,4
Elatine im Opt.	14. 5.	15,0	3,1	35,4	47,3	49,6
Herniaria im Opt.	14. 5.	24,2	2,3	23,4	45,2	52,5
Myos.-Bulliard.	21. 4.	11,6	1,4	38,6	48,8	49,8
	21. 4.	14,6	2,4	36,3	48,4	49,2
	12. 5.	9,2	1,5	34,6	42,3	56,2
Isoëtetum setacei	21. 4.	4,0	2,1	42,6	44,4	53,4
	15. 5.	3,0	1,6	50,0	52,0	46,4
	15. 5.	5,3	2,6	48,6	51,3	46,1
Isoëtetum Duriaei	19. 4.	19,9	3,5	37,4	43,8	52,7
	2. 5.	26,6	3,5	20,7	43,7	52,7
	15. 5.	13,4	3,4	35,4	43,4	53,2

Die pH-Werte schwanken ziemlich stark (Tab. 9). Dabei ist von besonderer Wichtigkeit die Dauer der Austrocknung, weil diese die pH-Werte in basischer Richtung verändert. Auch das pH des Wassers der kleinen Mare und Pfützen wird beim Austrocknen fortwährend nach der basischen Seite verschoben. So betrug das pH in den Maren des *Elatinetum macropodae* in Rigaud bei Agde (Hérault) am 30. 4. 1935 8,14 bzw. 8.16; am 15. 5. waren die Werte bereits auf 8,31 bzw. 8,70 gestiegen.

Von den Böden der 4 untersuchten *Isoëtion*-Gesellschaften erwiesen sich 3 als stets kalkfrei, während derjenige des *Elatinetum macropodae* bis zu 9 % $CaCO_3$ enthält.

Sehr wichtige Aufschlüsse über die ökologischen Ansprüche der Gesellschaften und über ihre Organisationshöhe ergibt das Studium des Bodenprofils. Durchwegs sind es ausgesprochene Gleyprofile,

die also vornehmlich horizontale Wasserbewegung im Boden verraten und das Stagnieren des Regenwassers hinlänglich erklären.

Tabelle 9

Isoëtion-Gesellschaften: pH-Werte der Böden

Tiefe	Elatinetum	Myos.-Bull.	Isoët. set.	Isoët. Dur.
Oberfläche bis 0,5 cm	6,1—7,6	5,6—7,0	5,2—6,5	5,3—7,0
Profil 0—0,5 cm	6,75	6,64	6,64	5,36
10 cm	7,10	6,83	6,67	5,81
20 cm	6,92	7,18	6,90	5,90

Die Profile von *Myosuro-Bulliardetum* und *Elatinetum* sind Anfangsprofile, denen jegliche biogene Schichten fehlen. Die Gleyflecken sind äusserst gross und gehen bis unmittelbar unter die Oberfläche, die meist eine dünne Schlammkruste trägt. Die Durchwurzelung ist sehr spärlich und geht kaum bis 10 cm Tiefe, ja die Wurzeln der zahlreichen kleinen einjährigen Pflänzchen reichen sogar kaum 2 cm tief. Die zäh-schlickige Struktur und der geringe Luftgehalt des Bodens verhindern zum vornherein eine reiche Entwicklung des Wurzelwerks.

Als wesentlich differenzierter erweisen sich die Profile der beiden andern Gesellschaften, bei denen ein Geophyt (*Isoëtes Duriaei* bzw. *setaceum*) vorherrscht. Die gesteigerte Durchwurzelung und die Humusanreicherung lässt diese Profile in einen A_1G- und einen A_2G-Horizont gliedern, denen sich unten der undifferenzierte G-Horizont anschliesst. Die Durchwurzelung erstreckt sich bis 15 und 18 cm Tiefe. Besonders reich sind die obern 8 cm durchwurzelt, die sich dadurch sowie durch ihren grössern Humusgehalt als A_1-Horizont unterscheiden lassen.

Das Lichtbedürfnis aller untersuchten *Isoëtion*-Gesellschaften ist gross, bedecken sie doch ausschliesslich nackte, unbeschattete Orte. Nur Bestände des *Isoëtetum Duriaei* gedeihen, allerdings deutlich verarmt bzw. einseitig ausgebildet, auch im Schatten von *Cistus*-Gebüschen. Seine Charakterarten wie *Juncus capitatus*, *Centaurium maritimum* etc. sind hier in geringer Individuenzahl und in verminderter Vitalität vorhanden oder fehlen bisweilen ganz. Gut entwickelt kommen sie nur an den belichteten Stellen vor.

Sukzession

In den tiefsten Stellen der Mare von Rigaud und von Roquehaute (Dép. Hérault) gedeiht eine Gesellschaft des *Preslion cer-*

vini-Verbandes. Uferwärts schliesst sich auf dem neutral reagierenden Basaltton von Rigaud das *Elatinetum macropodae* an, und auf den schwach sauren Böden von Roquehaute das *Isoëtetum setacei*. Beide *Isoëtion*-Gesellschaften, die eine kürzere Ueberflutung als die *Preslion*-Gesellschaft benötigen, sind als deren Folgegesellschaften zu betrachten. Der etwas höher liegende Uferstreifen wird in Roquehaute vom *Myosuro-Bulliardetum* eingenommen, während in Rigaud sich nur Andeutungen davon erkennen lassen, welche vorläufig noch dem *Elatinetum* als Fazies zugerechnet werden müssen. Das massenhafte Auftreten von *Myosurus* in Verbindung mit der schwach sauren Reaktion dieses Teilstandortes in Rigaud (s. Fig. 11) lassen immerhin keinen Zweifel darüber aufkommen, dass es sich um etwas Besonderes handelt. Immerhin ist vermutlich die Bodenreaktion doch schon so basisch, dass *Bulliarda*, *Veronica acinifolia* u. a. nicht aufkommen können. Die Streifen, die am Rande der überschwemmten Stellen liegen, werden von mächtigen *Juncus conglomeratus*-Horsten eingenommen, denen sich Fragmente des *Populetum albae* anschliessen; an etwas höheren Stellen wird dieses schon vom *Quercus ilex*-Wald durchdrungen. Anders liegen die Verhältnisse beim *Isoëtetum Duriaei*, dessen Standorte, die nassen Weglein in *Cistus*-Heiden, mehr oder weniger anthropogenen Ursprungs sind. Hier kann diese *Isoëtion*-Assoziation als sekundäre Pioniergesellschaft aufgefasst werden. Sie vermag bei der ständigen Benutzung der Weglein ihren Standort dauernd zu halten.

Geographische Verbreitung

Nicht nur die meisten Assoziations-Charakterarten, sondern auch die Gesellschaften des *Isoëtion*-Verbandes zeichnen sich durch äusserst disjunkte Verbreitung und Seltenheit aus. Zwischen den einzelnen Beständen liegen vielfach Distanzen von 200—500 km.

Der ganze Verband ist seiner Verbreitung nach streng mediterran, und zwar mit einer deutlichen Bevorzugung des Westens der Mittelmeerregion (s. Fig. 2). Sein Verbreitungsareal umfasst das westliche Nordafrika (mit Tunesien, Algerien und Marokko), Südspanien und Südfrankreich einschliesslich der Inseln Balearen, Korsika, Sardinien und Sizilien. Aus Italien, aus dem südlichen Balkan und Kleinasien sind nur sporadische und verarmte Ausbildungen bekannt.

D. Organisationshöhe der Isoëtetalia

Der von Braun-Blanquet (1918) eingeführte Begriff der Organisationshöhe einer Pflanzengesellschaft gründet sich auf das Lebensformenspektrum, auf das soziologische Gefüge, besonders auf die Schichtung, die Bindung der Schichten und den Minimalraum, auf Entfaltungs- und Vegetationsdauer, die Schnelligkeit des Sukzessionsverlaufes und die Grösse von dessen Schritten, sowie endlich auf das Verbreitungsareal in bezug auf die Florenregionen.

Als weitere Prinzipien, die bei der Beurteilung der Organisationshöhe und der soziologischen Progression zu berücksichtigen sind, möchte ich noch vorschlagen: die verbreitungsbiologischen Verhältnisse, den Differenzierungsgrad im Bodenprofil und das damit eng verknüpfte Vorhandensein oder Fehlen von Initial- und Terminalstadien der Gesellschaftsentwicklung.

Diese Fragen können am Beispiel der vorliegenden Ordnung der *Isoëtetalia* sehr schön studiert und erläutert werden, indem die hieher gehörenden Assoziationen in ihrer Organisationshöhe gewissermassen eine Mittelstellung einnehmen zwischen den am primitivsten organisierten Assoziationen (flottierende oder schwebende Wassergesellschaften) einerseits und den strukturell viel höher differenzierten Rasen- und Waldgesellschaften anderseits; liegt doch auch ihr Standort — gewissermassen symbolisch — zwischen Wasser und Land.

Zuerst erhebt sich die Frage der Trennung der Begriffe «Solitärpflanzen» und «Assoziation», d. h. wo fängt in der Gruppierung der Pflanzenindividuen die Assoziation an und wann muss von Solitärpflanzen gesprochen werden. Hierüber geben gerade die Assoziationen der *Isoëtetalia*, speziell das *Eleocharetum ovatae* oder das *Myosuro-Bulliardetum*, guten Aufschluss. Es ist klar, dass bei denjenigen Pflanzengruppierungen, in welchen Wurzel- oder Sprosskonkurrenz, also Kampf der Individuen um Raum und Licht vorhanden ist, Assoziationen vorliegen. Ob aber schon dort, wo solche Beziehungen zwischen den Individuen und Arten der Pflanzen nicht bestehen, auch schon von einer Pflanzengesellschaft im Sinne der von J. Braun-Blanquet (1925) gegebenen Definition gesprochen werden kann, ist noch eine offene Frage. Schmid (1923 p. 9 f) beantwortet sie in verneinendem Sinne. Aber schon

Koch (1926 p. 21) hat im Hinblick auf die *Nanocyperion*-Gesellschaften sehr richtig darauf hingewiesen, dass allein schon die gleichartige Anpassung an die sehr speziellen Standortsbedingungen von entscheidendem Gemeinschaftswert ist.

Die *Nanocyperion*-Gesellschaften und einige Assoziationen des *Isoëtion* stellen in bezug auf ihre Organisation allerdings eine sehr primitive Stufe dar, fehlt doch im extremen Fall sowohl Wurzel- als auch Sprosskonkurrenz. Zudem ist das Gefüge äusserst locker und der Schluss niemals vollständig. Die gemeinsamen Anpassungen der Arten und Individuen an die extremen Standortsverhältnisse aber sind mannigfaltiger Art: übereinstimmende Lebens- und Sprossform, sehr rasche Entfaltung und kurze Vegetationsdauer, ähnliche Züge in der Blütenbiologie, sowie übereinstimmende Formen der Darbietung und Verbreitung ihrer Verbreitungseinheiten. Dass bei so zahlreichen gemeinsamen Zügen nicht von Solitärpflanzen gesprochen werden kann, leuchtet wohl ein. Immerhin spielt noch eine z. T. nur gefühlsmässig zu erfassende Tatsache mit hinein, nämlich der Individuenabstand. Alle oben erwähnten gemeinsamen Züge können auch bei Wüstenpflanzen konstatiert werden; bei diesen kann aber der Abstand von einem Individuum zum andern 10 km betragen. In diesem Falle wird auch der extremste Soziologe von Solitärpflanzen reden.

Die primitivste Stufe der Organisationshöhe der Pflanzenassoziationen wird demnach durch diejenige Gruppierung gebildet, in welcher sich gerade die Anfänge gegenseitiger Beziehungen und Konkurrenz unter den Individuen erkennen lassen, also schon diejenige, in welcher gleichartige Anpassungen an die Standortsverhältnisse die Individuen und Arten untereinander verbinden, was schon bei Schweber- und Schwimmergesellschaften der Fall ist. Diese gleichartigen Anpassungen an den Standort haben die gegenseitigen Beziehungen der Individuen, nämlich die Lebensraumkonkurrenz zur Folge.

Im primitivsten Fall wird der Therophyt die herrschende Lebensform bilden. Steppen- oder Wüstengesellschaften mit dem Vorherrschen von Geophyten und Chamaephyten sind trotz ihrem lokkeren Gefüge schon wesentlich fester gefügt, somit stabiler und höher organisiert als reine Therophytengesellschaften desselben soziologischen Gefüges. Auch die grosse Veränderlichkeit im Auf-

treten ist ein typisches Merkmal geringer Organisationshöhe. Diese Eigentümlichkeit ist besonders bei einigen *Nanocyperion*-Gesellschaften der Teichböden und -ufer oder der Stoppeläcker ausgeprägt.

Der Minimalraum ist bei solchen Assoziationen klein, nimmt aber mit zunehmender Organisationshöhe an Grösse zu, so dass innerhalb einer progressiven Sukzessionsreihe das Minimalareal in der Richtung nach der Klimaxgesellschaft hin wächst. Dieses Verhältnis ist keine mathematisch erfassbare Grösse, indem die durchschnittliche Individuengrösse und der Minimalraum keine umkehrbare Funktion darstellen, weil das Minimalareal auch von den ökologisch-klimatischen Verhältnissen abhängig ist. Immerhin ist im allgemeinen die Behauptung richtig, dass mit zunehmender Individuengrösse auch das Minimalareal wächst. So ist z. B. die durchschnittliche Individuengrösse in den Assoziationen des *Nanocyperion* und des *Helianthemion guttati* ungefähr dieselbe, der Minimalraum dagegen beträgt bei den *Nanocyperion*-Gesellschaften Mitteleuropas kaum 1 m², während er beim *Helianthemetum guttati* der sandig-kiesigen Wege auf Silikatböden des westlichen Mittelmeergebietes mindestens das Doppelte beträgt. Wesentlich grösser ist aber der Minimalraum der Folgegesellschaften, d. h. der Rasen-, Gebüsch- und Waldassoziationen, bei denen er auf 50, 100 bis 200 und mehr m² ansteigt.

Ein weiteres Charakteristikum geringer Organisationshöhe liegt in der Einschichtigkeit der primitiven, noch sehr veränderlichen Gesellschaften, während mit zunehmender Schichtenzahl auch die Stabilisierung steigt; gleichzeitig wird die Bindung der Schichten inniger. Bei den Gesellschaften der *Isoëtetalia* beginnt bereits die Zweischichtigkeit. Moose und Erdalgen bilden die Bodenschicht, während die Blütenpflanzen die Krautschicht darstellen. Die konstituierenden Pflänzchen sind aber so klein, dass Moose und Phanerogamen einen einheitlichen einschichtigen Rasen bilden, der eine Unterteilung in zwei Schichten nicht wohl zulässt. Demgegenüber sind Rasengesellschaften zweischichtig, die Gebüschassoziationen weisen drei und Waldgesellschaften vier, fünf und mehr Schichten auf. Dabei festigt sich das Gefüge mehr und mehr, und die Stabilität wird schliesslich sehr gross.

Während die strukturell primitiven Gesellschaften schon durch geringe Veränderungen der Oekologie, des Mikroklimas etc. ver-

nichtet oder verdrängt werden, bedarf es bei Rasen- und Strauchgesellschaften schon wesentlich tieferer Eingriffe. Bei den klimatisch bedingten Waldgesellschaften endlich vermögen nur allgemeine Klimaänderungen die Stabilität der Assoziation zu stören.

Die Einjährigkeit der niedrig organisierten Pflanzengesellschaften und die schwache Entwicklung oder das völlige Fehlen der Konkurrenzfähigkeit gegenüber eindringenden Assoziationen fordern rasche Entfaltung und kurze Vegetationsdauer, da jede einwandernde, nur wenig höher organisierte Gesellschaft die konkurrenzschwache Assoziation ohne Mühe rasch verdrängt. Die einzigen Konkurrenzmittel dieser primitiven Gesellschaften sind rasche Entfaltung und kurze Vegetationsdauer, verbunden mit der Fähigkeit, rasch einzuwandern (die meisten *Nanocyperion*-Gesellschaften). Diese verdanken sie verbreitungsbiologischen Eigenschaften.

Darum darf das Vorherrschen der Anemochorie, welche die rasche Einwanderung ermöglicht, als Charakteristikum primitiver Organisation der Assoziationen angesehen werden. Mit zunehmender Stabilität des Gesellschaftsgefüges treten dagegen die Anemochoren zurück und überlassen die Vorherrschaft den Zoo- und Autochoren. Allerdings müssen innerhalb der einzelnen Gruppen von Verbreitungstypen noch genauere Unterschiede gemacht werden. So sind z. B. innerhalb der Anemochoren die Körnchenflieger als primitiver, die Haarschopfschweber dagegen als wesentlich höher organisiert zu betrachten. Innerhalb der Zoochoren weisen die Dyszoochoren weit primitivere Anpassungen auf als die höchst angepasste Verbreitungsform der Endozoochoren, bei denen beide Teile, nämlich Pflanze und Tier, einen Vorteil haben. — Doch liegt noch zu wenig Material vor, als dass man definitive Schlüsse ziehen könnte. Das Vorherrschen der Körnchenflieger bei den primitiv organisierten Therophytengesellschaften (*Nanocyperion*, *Helianthemion*, *Therobrachypodion*) und die Häufung der Endozoochoren bei den Klimaxgeselischaften (*Quercetum ilicis*, *Querceto-Carpinetum* etc.) fällt aber ohne weiteres auf.

Hand in Hand mit der im Laufe der Sukzession erfolgenden Veränderung der Vegetation und ihres Gefüges geht auch die Entwicklung resp. die Differenzierung des Bodenprofils; hat doch jede Assoziation ihr spezifisches Bodenprofil. Zur Charakterisierung der

Organisationshöhe kann also auch der Differenzierungsgrad des Bodenprofils herangezogen werden.

Die primitivste Stufe der Entwicklung des Bodenprofils wird natürlich durch das vollkommene Fehlen jeglicher Schichtung bzw. jeglicher Bodenbeeinflussung durch die Vegetation dargestellt. Dieses Stadium ist bei den reinen Therophytengesellschaften mit ihrer kurzen Vegetationsdauer verwirklicht (z. B. *Eleocharetum ovatae*, *Helianthemetum guttati*). Ihr zugehöriges Bodenprofil ist also von der Vegetation noch fast vollkommen unbeeinflusst; es weist noch keine ausgesprochen biogene Schichtung auf, sondern ist geogen. Bodenkundlich kann es noch nicht als Profil bewertet werden, wohl aber vegetationskundlich, indem ja jede Assoziation ihr zugehöriges Bodenprofil aufweist*).

Die erste Differenzierung ergreift die oberste Bodenschicht durch Humusanreicherung usw. und äussert sich in der Bildung eines A-Horizontes, der sich weiter in einen A_1 und einen A_2 differenzieren kann (z. B. *Isoëtetum setacei*, *Cyperetum flavescentis*). Der A_3-Horizont stellt eine Bildung von bereits strukturell gefestigteren Assoziationen dar (z. B. Rasen- oder Strauchgesellschaften). Alle A-Horizonte sind biogener Natur, d. h. von der Vegetation erzeugte Schichtungen des Profils und bilden ein typisches Merkmal höherer Organisation. Die Anreicherungs-, d. h. die verschiedenen B-Horizonte, sind mehr geogener Natur, entstehen aber erst nach der Ausbildung der A-Schichten. Sie sind darum erst bei höher organisierten, also bei Gebüsch- und Waldgesellschaften, in guter Ausbildung anzutreffen.

Jede Assoziation schafft sich ihr eigenes Profil mit all den Kräften, die ihr zur Verfügung stehen. Diese Beeinflussung des Bodens durch die Vegetation ermöglicht nicht nur, sondern sie erzwingt sogar die Sukzession der Pflanzengesellschaften nach der Klimax hin. Je höher eine Assoziation organisiert ist, desto eher kann sie auch Böden besiedeln, die ihren Anforderungen nicht ganz entsprechen, ist es ihr doch möglich, den Boden in der ihr zusagenden Richtung zu beeinflussen durch ein Initialstadium, welches mit seinem typischen Profil die Optimalphase vorbereitet.

*) Braun-Blanquet (1934) betont, dass die Profilunterschiede der Assoziation vor allem in den biogenen Horizonten zu suchen sind, wogegen eine und dieselbe Assoziation abweichende geogene Horizonte aufweisen kann.

Geht die Bodenbeeinflussung weiter, so vernichtet sich die Assoziation gewissermassen selbst und klingt in einem Terminalstadium aus, welches seinerseits die Folgegesellschaft einleitet. Das Vorhandensein von Anfangs- und Endstadien im Verlauf der Bodenbeeinflussung und der Vegetationsentwicklung bildet ein typisches Merkmal hoch organisierter Assoziationen. Diese Stadien werden mehr und mehr undeutlich, je tiefer man in der Reihe der Assoziationen hinabsteigt. Während nämlich Rasengesellschaften sie noch schwach ausgebildet haben, weisen die primitiven Therophytengesellschaften nicht einmal mehr Andeutungen davon auf. Schon im ersten Jahr der Besiedlung stellt sich die primitiv organisierte Gesellschaft mit der vollständigen, überhaupt möglichen Artenkombination ein, ohne jegliches einleitendes oder vorbereitendes Stadium (so z. B. das *Centunculo-Anthoceretum* auf den feuchten Getreideäckern, oder das *Eleocharetum ovatae* auf den nackten Teichböden). Demgegenüber lassen Rasen- oder gar Waldassoziationen stets deutliche Initial- und Terminalstadien erkennen. Bei den primitiv organisierten Gesellschaften vollzieht sich die Sukzession äusserst rasch, die einzelnen Schritte sind jedoch im Gegensatz zu denjenigen der höher organisierten Assoziationen klein. Bei hoch organisierten Gesellschaften vollziehen sich sowohl Bodenbeeinflussung als auch Vegetationsentwicklung nur sehr langsam; der Schritt von einer Assoziation zu ihrer Folgegesellschaft ist dagegen sowohl in floristischer als auch strukturell-organisatorischer Beziehung stets gross.

Endlich verhalten sich die verschieden hoch organisierten Gesellschaften auch in bezug auf die Ausdehnung des Verbreitungsareals wesentlich verschieden. Während die am niedrigsten organisierten Assoziationen sich sehr grosser Verbreitung erfreuen und oft kosmopolitisch sind (z. B. Schwebergesellschaften, flottierende Wassergesellschaften, therophytische Ruderalgesellschaften), weisen die höher organisierten Gesellschaften eine wesentlich beschränktere Verbreitung auf, indem sie meist nur in einer einzigen Vegetationsregion vorkommen. Diese Feststellung lässt sich bei höherer Organisation auch auf Verband und Ordnung ausdehnen (Verbände und Ordnungen von Rasen- und Waldgesellschaften). Die Ordnung der *Isoëtetalia* nimmt auch hier eine Mittelstellung ein. Während sie sich nämlich über zwei grosse Vegetationsregionen, die mediterrane und die eurosibirische, erstreckt, sind ihre Assoziationen und Verbände auf eine einzige Florenregion beschränkt.

Zusammenfassung

In vorliegender Arbeit gelangt eine soziologisch eng begrenzte höhere Einheit von Pflanzengesellschaften, die Ordnung der *Isoëtetalia*, zur Darstellung. Es wird gezeigt, wie sich innerhalb dieser Einheit die natürlichen Verwandschaftsverhältnisse floristisch-soziologisch und ökologisch gestalten.

Die beiden bis jetzt näher bekannten Verbände der *Isoëtetalia*, das mediterrane *Isoëtion* und das mitteleuropäische *Nanocyperion flavescentis*, sind ausgesprochene Therophyten-Verbände von geringer Organisationshöhe. Sie werden nicht nur durch mehrere der Ordnung gemeinsame Charakterarten und durch eine stattliche Zahl von übergreifenden Charakterarten zu einer höheren Einheit vereinigt, sondern auch durch ihre in den wesentlichsten Punkten übereinstimmenden Strukturverhältnisse, sowie ihre ähnliche Oekologie und Biologie (Erscheinungen der Periodizität, Darbietung und Verbreitung der Samen). Die beiden Verbände unterscheiden sich voneinander durch die Zugehörigkeit ihrer Assoziationen und Charakterarten zu verschiedenen Florengebieten und durch die Zugehörigkeit ihrer mehrjährigen Arten zu verschiedenen Lebensformenklassen (Geophyten im Mediterrangebiet, Hemikryptophyten in Mitteleuropa). Beide Verbände schliessen sich in ihrer Verbreitung streng aus und können darum als vikarisierende Verbände bezeichnet werden. Typisch für diese ist die stattliche Zahl von vikarisierenden, d. h. sich in den verschiedenen Florengebieten gegenseitig ersetzenden Arten.

Der *Nanocyperion*-Verband umfasst 5 Assoziationen West- und Zentraleuropas. Diese zeichnen sich infolge der grossen Zahl von Therophyten durch grosse Veränderlichkeit im zeitlichen und örtlichen Auftreten aus und sind durch grosse Einwanderungsgeschwindigkeit und kurze Entwicklungszeit an ihre extremen Standorte vorzüglich angepasst. Diese sind feuchte, alljährlich überflutete oder

umgearbeitete Lehm- oder Tonböden mit Gley-Profil. Die auf solchen Standorten erfolgende herbstliche Ablösung der *Nanocyperion*-Gesellschaften durch eine *Polygono-Chenopodion*-Assoziation ist kein Sukzessionsschritt, da die ablösende Gesellschaft oft auch als Pionier auftritt und strukturell nicht höher organisiert ist als die Assoziationen des *Nanocyperion*.

Das *Eleocharetum ovatae* der schlammigen Teichböden stellt mit seinem zu 90 % aus Therophyten bestehenden Lebensformenspektrum die am primitivsten organisierte Gesellschaft des Verbandes dar. Die kaum zwei Monate umfassende Vegetationsperiode, strenge Periodizität im Entwicklungsablauf und grosse Veränderlichkeit im Auftreten zeichnen diese Assoziation aus. Der schlickige Boden ihres alljährlich überschwemmten Standortes ist von einer dicken Schlammschicht überdeckt und zeichnet sich durch starke Gleybildungen, geringe Luftkapazität und hohen Wassergehalt aus. Die Gesellschaft ist äusserst selten und weist ein extrem disjunktes Verbreitungsareal auf.

Als weitere Assoziation ist das *Centunculo-Anthoceretum* der Getreideackergräben und Stoppeläcker in der vorliegenden Arbeit besonders eingehend berücksichtigt worden. Es wird darin von der *Secalinion*-Gesellschaft streng getrennt. Seine nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zum atlantischen *Cicendietum filiformis* werden hervorgehoben. Die zahlreichen faziellen Ausbildungen dieser stark anthropogen beeinflussten Gesellschaft sind in einer Assoziationstabelle zusammengestellt. Besonders die Ausbildungen der durch stagnierendes Wasser überschwemmten, zwischen den Getreideäckern liegenden Gräben zeichnen sich sowohl in floristisch-struktureller als auch in biologischer Hinsicht durch zahlreiche Beziehungen zu *Eleocharetum* und *Cicendietum* aus, die ihrerseits natürliche Standorte besiedeln. Kalkfreie, luftarme Löss- oder Glaziallehmböden bilden den bevorzugten Standort dieser moosreichen Therophytengesellschaft.

Das atlantisch-subatlantische *Cicendietum filiformis* ist reich an Charakterarten und weist floristisch die grössten Beziehungen zum mediterranen *Isoëtion* auf. Es nimmt, zusammen mit dem *Eleocharetum ovatae*, im *Nanocyperion*-Verband eine zentrale Stellung ein und kann als Stammassoziation der verschiedenen anthropogenen

Gesellschaften aufgefasst werden. Austrocknende Teich- und Tümpelränder mit sandig-tonigem Boden, Mulden und Furchen toniger Wege bilden die Standorte dieser Gesellschaft.

Die *Isolepis-Stellaria uliginosa*-Assoziation weist keine regionalen Charakterarten auf, sondern erlangt nur durch die Differenzialartengruppe einige Selbständigkeit. Sowohl ihre Strukturverhältnisse und Periodizitätserscheinungen als ganz besonders ihre Oekologie und Biologie entsprechen den bei den übrigen Gesellschaften des Verbandes bestehenden Verhältnissen. Diese Assoziation verdankt ihre Sonderstellung innerhalb des Verbandes ihrem beschatteten Standort auf nassen Waldwegen.

Das *Cyperetum flavescentis* der nassen Riedwege weist als höchst organisierte, am meisten gefestigte Gesellschaft des Verbandes nur 30—50 % Therophyten auf. Die ausgesprochene Nitrophilie und das Hervortreten der Epizoochoren sind für diese Tretpflanzengesellschaft bezeichnend. Die anthropogenen Standorte auf Riedwegen und an Viehtränkestellen überwiegen an Zahl bei weitem die natürlichen Standorte wie schlickige Seeufer und quellige nackte Stellen. — Das südöstliche *Fimbristyletum annuae* und die mit trivialen *Cyperetum*-Ausbildungen verwandte *Lolium-Juncus compressus*-Assoziation werden nur kurz erwähnt.

Von den 7 bis jetzt beschriebenen Assoziationen des *Isoëtion*-Verbandes konnten nur die 4 südeuropäischen, und auch diese nur kurz, studiert werden. Es sind Therophytengesellschaften, die den *Nanocyperion*-Assoziationen entsprechende Standorte, nämlich periodisch überflutete, tonig-schlickige Böden besiedeln. Alle zeichnen sich durch Seltenheit und extrem disjunkte Verbreitung aus. Ihre Oekologie und Biologie ist derjenigen der *Nanocyperion*-Gesellschaften sehr ähnlich, die Periodizitätserscheinungen sind genau dieselben; nur der Zeitpunkt der Höchstentfaltung der Gesellschaften ist infolge der Trockenheit des mediterranen Sommers deutlich gegen den Frühsommer und Frühling vorgeschoben.

Ein besonderes Kapitel behandelt die *Organisationshöhe der Isoëtetalia* und ihre Stellung in der soziologischen Progression der Pflanzengesellschaften. Der Begriff der Organisationshöhe wurde durch die Einbeziehung der verbreitungsbiologischen Tatsachen, ferner des Bodenprofils (insbesondere dessen Differenzierungsgra-

des), und endlich des damit eng verknüpften Vorhandenseins oder Fehlens von Initial- und Terminalstadien der Gesellschaftsentwicklung erweitert.

Zusammenfassend kann man sagen, dass die floristisch charakterisierten soziologischen Einheiten — sowohl die einzelnen Verbände, als auch die Assoziationen und ihre Unterabteilungen — auch durch bestimmte ökologisch-biologische Charaktere gekennzeichnet sind. Die floristische Zusammensetzung ist ein klares Spiegelbild der ökologischen und der florengeschichtlichen Verhältnisse.

Literatur

Aichinger, A. Vegetationskunde der Karawanken. 1933.

Allorge, P. Les associations végétales du Vexin français. Thèse Fac. Sc. Paris. Nemours 1922.

Allorge, P. et **Denis, M.** Une excursion phytosociologique aux lacs de Biscarrosse (Landes). Bull. Soc. Bot. France 71, 1923.

Allorge, P. et **Gaume, R.** Esquisse phytogéographique de la Sologne. Bull. Soc. Bot. France 72, 1925.

Arènes, J. Etude sur la zone halophile en Provence; végétation des côtes basses. Bull Soc. Bot. France 71, 1924.

Bartsch, J. Die Pflanzenwelt im Hegau und nordwestlichen Bodensee-Gebiet. Schr. Ver. f. Gesch. des Bodensees, Ueberlingen 1925.

Baumann, E. Die Vegetation des Untersees (Bodensee). Eine floristisch-kritische und biologische Studie. Archiv f. Hydrobiologie etc., Supplementband I. Stuttgart 1911.

Beauverie, M.-A. Le Cicendietum en Dombes à propos d'une localité de Cicendia pusilla. Ann. Soc. Linn. Lyon 77, 1934.

Becherer, A. Beiträge zur Pflanzengeographie der Nordschweiz. Mit besonderer Berücksichtigung der oberrheinischen Floreneinstrahlungen. Colmar 1925.

— Ueber das Vorkommen von Delia segetalis in der Schweiz und in den französischen Grenzgebieten. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 35, 1926.

— Ueber eine sundgauische Fazies in der Basler Ackerflora. Verh. Naturf. Ges. Basel 38, 1927.

Braun (-Blanquet), J. Les Cévennes méridionales (massif de l'Aigoual). Etudes sur la végétation méditerranéenne I. Arch. des Sc. phys. et nat. 4e sér. 48, Genève 1915.

Braun-Blanquet, J. Schedae ad floram raeticam exsiccatam. 1.—12. Lieferung (soweit erschienen). Jahresber. Naturf. Ges. Graubündens 58. Chur 1918—1931.

— Essai sur les notions d'«élément» et de «territoire» phytogéographiques. Arch. Sc. phys. et nat. 5e pér., Vol. 1, Genève 1919.

— Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges. 57, 2. Teil (1920 und 1921). St. Gallen 1921.

— L'origine et le développement des Flores dans le massif central de France. Paris et Zurich 1923.

— Zur Wertung der Gesellschaftstreue in der Pflanzensoziologie. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 70, 1925.

— Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Berlin 1928.

— Aperçu des Groupements végétaux du Bas-Languedoc. Rapport pour l'année 1930. Comm. de la S. I. G. M. A. No. 9. Montpellier 1931.

— Un joyau floristique «l'Isoëtion». Comm. de la S. I. G. M. A. No. 36. Montpellier 1935.

Braun-Blanquet, J., Blanck, E. und **Heukeshoven, W.** Ueber einige Bodenprofile und deren zugehörige Waldvegetation aus der Umgebung von Montpellier. Comm. de la S. I. G. M. A. No. 33. Montpellier 1934.

Braun, J. et **Furrer, E.** Sur l'étude des associations. Bull. Soc. Languedocienne de Géographie 36, 1913.

Braun-Blanquet, J. und **Moor, M.** Ueber das Nanocyperion in Graubünden und Oberitalien. Jahresber. Naturf. Ges. Graubündens 73. Chur 1935.

Braun-Blanquet, J. und **Rübel, E.** Flora von Graubünden. 1.—3. Lieferung. Bern und Berlin 1932—1934. Veröff. Geobot. Inst. Rübel in Zürich, 7.

Braun-Blanquet, J. et **Pavillard, J.** Vocabulaire de Sociologie végétale. Montpellier 1922.

Brockmann-Jerosch, H. Die Vegetation der Schweiz. Erste Lieferung. Beitrag zur geobot. Landesaufn. der Schweiz 12, 1925.

Brockmann-Jerosch, H. und **Rübel, E.** Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten. Leipzig 1912.

Chouard, P. Monographies phytosociologiques. I. La région de Brigueil l'Ainé (Confolentais). Bull. Soc. Bot. France 71, 1924.

Christ, H. Das Pflanzenleben der Schweiz. Zürich 1879.

Denis, M. Essai sur la végétation des mares de la Forêt de Fontainebleau. Ann. Sc. Nat. Bot. 7, 1925.

Domin, K. Die Vegetationsverhältnisse des tertiären Beckens von Veseli, Wittingau und Gratzen in Böhmen. Beih. Bot. Centralbl. 16, 1904.

— Das böhmische Mittelgebirge. Engl. Bot. Jahrb. 37, 1906.

Drude, O. Deutschlands Pflanzengeographie. Stuttgart 1896.

Du Rietz, G. E. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Akademische Abhandlung. Uppsala 1921.

— Der Kern der Art- und Assoziationsprobleme, Botaniska Notiser 1923 Lund 1923.

Du Rietz und **Gams.** Zur Wertung der Bestandestreue bei der Behandlung der Pflanzengesellschaften. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 19, 3. und 4. Heft. Zürich 1924.

Dziubaltowsky, S. Etudes phytogéographiques de la région de la Nida inférieure (Pologne). 1915.

Frase, R. Beobachtungen über die Vegetationsverhältnisse des südlichen Teiles der Provinz Grenzmark Posen-Westpreussen. Abh. u. Ber. Naturw. Abtlg. Grenzmärk. Ges. 3, 1928.

Furrer, E. Begriff und System der Pflanzensukzession. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 67, 1922.

— Kleine Pflanzengeographie der Schweiz. Zürich 1923.

Gadeceau, E. Le Lac de Grand-Lieu. Monographie phytogéographique. Nantes 1909.

Gams, H. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 63, 1918.

— Von den Follatères zur Dent de Morcles. Beitr. zur geobot. Landesaufn. der Schweiz 15, 1927.

Gaume, R. Les associations végétales de la Forêt de Preuilly (Indre-et-Loire). Bull. Soc. Bot. France 71, 1924 a.

— Aperçu sur quelques associations végétales de la Forêt d'Orléans (Loiret). Bull. Soc. Bot. France 71, 1924 b.

— Aperçu sur les groupements végétaux du plateau de Brie. Bull. Soc. Bot. France 72, 1925 a.

Gaume, R. A propos des espèces atlantiques des bruyères de la Brie française. Bull. Soc. Sc. Seine-et-Oise, 1925 b.
— La flore de la Forêt d'Orléans aux environs de Lorris (Loiret). Bull. Ass. nat. Vallée du Loing, 1926.
— Les moissons siliceuses à Scleranthus annuus dans le Bassin tertiaire parisien. Rev. gén. Bot. 39, 1927.
Geiger, R. Das Klima der bodennahen Luftschicht. Die Wissenschaft. Braunschweig 1927.
— Mikroklima und Pflanzenklima. Handbuch der Klimatologie Bd. I, Teil D. Berlin 1930.
Gräbner, P. Die Heide Norddeutschlands und die sich anschliessenden Formationen in biologischer Betrachtung. Die Vegetation der Erde 5. Leipzig 1901.
Hansgirg, A. Nachträge zu meiner Abhandlung «über die Verbreitung der reizbaren Staubfäden und Narben, sowie der sich periodisch oder nur einmal öffnenden und schliessenden Blüten». Bot. Centralbl. 45, 1891.
Hayek, H. Pflanzengeographie von Steiermark. Mitt. Naturw. Ver. Steiermark 59. Graz 1923.
Hermann, F. Flora von Deutschland und Fennoskandinavien sowie von Island und Spitzbergen. Leipzig 1912.
Herzog, Th. Ueber die Vegetationsverhältnisse Sardiniens. Engl. Bot. Jahrb. 42, 1909.
Höck, F. Die Verbreitung der Meerstrandpflanzen Norddeutschlands und ihre Zugehörigkeit zu den verschiedenen Gesellschaften. Beih. Bot. Centralbl. 13, 1901.
Horvatić, St. Soziologische Einheiten der Niederungswiesen in Kroatien und Slavonien. Acta bot. inst. bot. univ. Zagreb. 5, 1930.
— Die verbreitetsten Pflanzengesellschaften der Wasser- und Ufervegetation in Kroatien und Slavonien. Ibid. 6, 1931.
Jäggli, M. Il Delta della Maggia e la sua Vegetazione. Contrib. allo stud. geobot. della Svizzera 10, 1922.
Jonas, Fr. Die Vegetation der emsländischen Heidekölke. Repert. spec. nov. regni veget. Beihefte. Bd. 66, A. Berlin 1932.
Jouanne, P. Essai de géographie botanique sur les forêts de l'Aisne. Bull. Soc. Bot. France 72, 73. 1925, 1926.
Issler, E. Les associations végétales des Vosges méridionales et de la Plaine Rhénane avoisinante. Diagnoses phytosociologiques. 2e partie: Les garides et les landes. Colmar 1927.
Kerner, A. von Marilaun. Pflanzenleben. Bd. 1 und 2. 1896 und 1898.
Kirchner, O., Löw, E. und Schröter, C. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart 1906—1935 (soweit erschienen).
Kirschleger, F. Flore vogéso-rhénane 1870.
Klika, J. Die Pflanzengesellschaften des entblössten Teichbodens in Mitteleuropa. Beih. Bot. Centralbl. 53, B. 1935.
Kneuker, A. Die Schweinsweide bei Au a. Rh. mit Berücksichtigung der Schweinsweide bei Illingen a. Rh. Mitt. Bad. Landesver. f. Naturk., N. F. I, Heft 12 und 13. 1924.
Knuth, P. Handbuch der Blütenbiologie, Bd. 1—3, Leipzig 1898—1905.
Koppe, Fr. Eine Moosgesellschaft des feuchten Sandes. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 50, 1932.

Koch, W. Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordschweiz. Systematisch-kritische Studie. Jahrb. St. Gall. Naturw. Ges. 61, 2. Teil (1925). St. Gallen 1926.

– Studien über kritische Schweizerpflanzen I. 1. Plantago intermedia Gilib. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 37, 1928.

— Cyperus Michelianus Link und Lindernia pyxidaria L. am Luganersee bei Agno. Ibid. 43, 1934.

Kraus, G. Klima und Boden auf kleinstem Raum. Jena 1911.

Kreh, W. Pflanzensoziologische Beobachtungen an den Stuttgarter Wildparkseen. Jahreshefte Ver. f. vaterl. Naturk. Württemberg. 85, 1929.

Laus, H. Mährens Ackerunkräuter und Ruderalpflanzen. Mitt. Kommission z. naturw. Durchforschung Mährens. Land- und fortwirtschaftliche Abteilung Nr. 2. Brünn 1908.

Libbert, W. Zweiter Beitrag zur Flora der nördlichen Neumark. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 72, 1930.

— Die Pflanzengesellschaften im Ueberschwemmungsgebiet der untern Warthe in ihrer Abhängigkeit vom Wasserstande. Jahrb. Naturw. Ver. f. d. Neumark in Landsberg (Warthe) 3, 1931.

– Die Vegetationseinheiten der neumärkischen Staubeckenlandschaft. Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg 74, 1932.

Linkola, K. Studien über den Einfluss der Kultur auf die Flora in den Gegenden nördlich vom Ladogasee. Acta Soc. pro fauna et flora fennica 45, 1 und 2. Helsingfors 1916 u. 1921.

Lippmaa, Th. Beiträge zur Kenntnis der Flora und Vegetation Südwest-Estlands.

Lüdi, W. Die Sukzession der Pflanzenvereine. Allgemeine Betrachtungen über die dynamisch-genetischen Verhältnisse der Vegetation in einem Gebiet des Berner Oberlandes. Mitt. Naturf. Ges. Bern 1919.

– Die Pflanzengesellschaften des Lauterbrunnentales und ihre Sukzession. Beitr. zur geobot. Landesaufn. der Schweiz 9, 1921.

— Die Untersuchung und Gliederung der Sukzessionsvorgänge in unserer Vegetation. Verh. Naturf. Ges. Basel 35 (Festband Christ) 1923.

Lüdi, W. und **Luzzato, G.** Vergleichende Untersuchung zweier Methoden zur physikalischen Bodenanalyse. Ber. Geobot. Inst. Rübel für das Jahr 1934. Zürich 1935.

Luquet, A. Esquisse phytogéographique du massif des Monts-Dores. Rev. de Géogr. alp. 14. Grenoble 1926.

Magnin, A. La végétation de la région lyonnaise et de la partie moyenne du Bassin du Rhône. Lyon 1886.

Malcuit, G. La Végétation du Vallon du Dénacre près de Boulogne-sur-mer. Rev. gén. Bot. 39, 1927.

— Les associations végétales de la vallée de la Lanterne. Arch. de Bot. 2, mém. 6, 1929.

Markgraf, F. Die Bredower Forst. Berlin-Lichterfelde 1922.

Moor, M. Zur Soziologie der Isoëtetalia Mittel- und Südeuropas (vorläufige Mitteilung). Verh. Schweiz. Naturf. Ges. 1935.

Müller, K. Die geographische und ökologische Verbreitung der europäischen Lebermoose. Rabenhorst's Kryptogamenflora. Bd. 6. Leipzig 1916.

Müller, P. Verbreitungsbiologie der Garigueflora. Beih. Bot. Centralbl. 50, B. 1933.
— Beitrag zur Keimverbreitungsbiologie der Endozoochoren. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 43, 1934.
— Verbreitung von Samen durch Regen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1936.

Osvald, H. Die Vegetation des Hochmoores Komosse. Svenska Växtsociolog. Sällsk. Handl. I. Uppsala 1923.

Pallmann, H. und **Zobrist, L.** Bestimmung des Kohlenstoffgehaltes in Böden. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 41, 1932.

Pavillard, J. Remarques sur la nomenclature phytogéographique. Montpellier 1919.
— Espèces et associations. Essai phytosociologique. Montpellier 1920.
— L'Association végétale, unité phytosociologique. Montpellier 1921.
— Cinq ans de phytosociologie. Montpellier 1922.
— De la statistique en phytosociologie. Montpellier 1923.

Preuss, H. Die Vegetationsverhältnisse der deutschen Ostseeküste. Ber. Westpreuss. Bot.-Zool. Ver. 33, 1911.

Ramann, E. Bodenkunde. 3. Aufl. Berlin 1911.

Rikli, M. Der Säckinger See und seine Flora. Ber. Schweiz. Bot. Ges. 9, 1899.

Rübel, E. Anfänge und Ziele der Geobotanik. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 62, 1917.
— Die Entwicklung der Pflanzensoziologie. Ibid. 65, 1920.
— Geobotanische Untersuchungsmethoden. Berlin 1922.

Rübel, E., Schröter, C. und **Brockmann, H.** Programme für geobotanische Arbeiten. Beitr. zur geobot. Landesaufn. der Schweiz. 2, 1916.

Samuelson, G. Untersuchungen über die höhere Wasserflora von Dalarne. Svenska Växtsociolog. Sällsk. Handl. 9, Uppsala 1925.
— Die Verbreitung der höheren Wasserpflanzen in Nordeuropa (Fennoskandinavien und Dänemark). Acta Phytogeogr. Suec. 6, 1934.

Scharfetter, R. Die Vegetationsverhältnisse von Villach in Kärnten. Abh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 6, 3, 1911.

Scheidig, A. Der Löss und seine geotechnischen Eigenschaften. Dresden und Leipzig 1934.

Scherrer, M. Vegetationsstudien im Limmattal. Veröff. Geobot. Inst. Rübel 2. Zürich 1925.

Schinz, H. und **Thellung, A.** Flora der Schweiz, von Schinz und Keller. I. Teil: Exkursionsflora. 4. Aufl. Zürich 1923, II. Teil: Kritische Flora. 3. Aufl. Zürich 1914.

Schmid, E. Vegetationsstudien in den Urner Reusstälern. Ansbach 1923.

Schnyder, A. Floristische und Vegetationsstudien im Alviergebiet. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 75, 1930. Beibl. 17.

Scholz, J. B. Die Pflanzengesellschaften Westpreussens. Schr. Naturf. Ges. Danzig. N. F. 2, 1905.

Schröter, C. und **Kirchner, O.** Die Vegetation des Bodensees. 2 Teile. Lindau 1896 und 1902.

Schröter, C. und **Wilczek, E.** Notice sur la flore littorale de Locarno. Boll. Soc. ticinese di Scienze Naturali I. Locarno 1904.

Schwickerath, M. Das Gangelter Bruch. Die Natur am Niederrhein, 6. Krefeld 1930.

— Die Vegetation des Landkreises Aachen und ihre Stellung im nördlichen Westdeutschland. Beitr. zur Heimatkunde Aachen 1933.

Siegrist, R. Ueber die Bedeutung und Methode der physikalischen Bodenanalyse. Eine Anleitung zur Durchführung der Untersuchung im Felde. Forstw. Centralbl. 51, 1929.

— Zur Praxis der physikalischen Bodenanalyse. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 76, 1931.

— Zur geobotanischen Bodenuntersuchung. Veröff. Geobot. Inst. Rübel. Zürich 1931.

Steffen, H. Vegetationskunde von Ostpreussen. Jena 1931.

Suza, J. Der Teich «Podhornik» bei Studenec (Westmähren) und seine Flora (tschechisch). Prirode 22, Brünn 1929.

Tüxen, R. Die Pflanzendecke zwischen Hildesheimer Wald und Ith in ihren Beziehungen zu Klima, Boden und Mensch. In: W. Barner, Unsere Heimat, das Land zwischen Hildesheimer Wald und Ith. Hildesheim 1931.

Uhlig, J. Die Gesellschaft des nackten Teichschlammes. In: Kästner, Flössner und Uhlig: Die Pflanzenbestände des westsächsischen Hügellandes. Ber. Naturw. Ges. Chemmitz 23, 1931.

— Die Schlammränder des Grosshartmannsdorfer Grossteiches als Siedlungsstätten einer höchst eigenartigen Pflanzengesellschaft. 1934.

Vogler, P. Ueber die Verbreitungsmittel der schweizerischen Alpenpflanzen. Flora 89, Ergänzungsband.

Waldner, H. Exkursionsflora von Elsass-Lothringen. Heidelberg 1870.

Wangerin, W. Vegetationsstudien im Norddeutschen Flachlande I. Schr. Naturf. Ges. Danzig. 17, 1926.

Warming, E. und **Gräbner, P.** Warming's Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. 3. Aufl. Berlin 1918.

Zeiske, M. Die Pflanzenformationen in Hessen und Nassau. Abh. u. Ber. Ver. f. Naturk. Kassel 45, 1900.

Zobrist, L. Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchung des Schoenetum nigricantis im nordschweizerischen Mittellande. Beiträge zur geobot. Landesaufn. der Schweiz 18, 1935.

ASSOZIATIONSTABELLE I (Text siehe Seite 52)

Aus: Moor, Soz. der Isoëtelia, Beitr. zur geobot. Landesaufn. der Schweiz Heft 20, 1936

CENTUNCULO-ANTHOCERETUM PUNCTATI

im Sundgau und den angrenzenden nordwestschweizerischen Gebieten

→ abnehmende Feuchtigkeit →

Zeitpunkt d. Austrockng. i. Frühling	Mitte Juni			Anfangs Juni				Ende Mai				Mitte Mai					Anfangs Mai						April								wird nicht überschwemmt											nicht überschwemmt				
Name der Fazies	Agrostis alba v. pror.-Fazies			Polyg. hydr.-Mentha arvensis-Fazies				Juncus bufonius-Fazies				Peplis portula-Fazies					Juncus bufonius-Peplis portula-Fazies						Typus Alsine segetalis-Juncus capitatus-Fazies								Sagina procumbens-Hypericum humifusum-Fazies											Spergula-Scleranthus annuus-Fazies				
																																					Plantago int.-Subfazies									
Standort der betreffenden Fazies	tiefe Grabenmulden			± flache Grabenmulden				wie vorige				flache, breite Mulden an den tiefsten Stellen der Ackergräben					± schmale Grabenmulden, wo sich Bedingungen von voriger und folgender Fazies mischen						Grabenbördchen								Ackerflächen						Ackerflächen					Ackerränder				
Nr. der Aufnahme	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46
Aufnahmefläche in m^2	10	5	10	5	10	10	4	4	2	2	10	1,5	8	1	5	5	4	2	5	5	1	10	5	6	2	2	1	2	5	5	2	2	5	2	4	4	5	2	4	4	4	2	5	2	2	10
Fläche d. ganzen Best. d. betr. Fazies	12	10	25	10	15	25	20	20		5	40	2	12	5	6	15	20	10		10	10	30	6	10	4	5	4	10	10	10	200	50	1200	300	200	10	500	500	300	600	800	20	20	100	150	200
Bedeckung in %	98	95	90	95	100	100	90	90	100	70	95	80	95	70	80	90	95	100	95	80	70	98	70	95	50	60	50	75	80	80	90	85	70	80	70	60	85	80	70	80	95	80	50	60	50	50
Assoziations-Charakterarten																																														
T[1] Alsine (Delia) segetalis	1.1[2]	2.1	+.1	+	+.1	+.1	1.1	+.1	+		1.1	+	+.1	+.1		(+)	+.1	+	1.1	1.1	1.2	2.1	2.2	2.1	2.1	2.2	1.1	+	2.1	1.1	+.1	+.1	1.1	2.2	(+)	2.2	+.1	+.1	+	1.1	+.1	1.1	+.1	1.1	1.1	+
T Sagina apetala				+						+											+.2			+.2	1.1	1.2	+	+.2	+.2	+.2	1.2	1.1	2.2	+.2	2.2	1.2	+.1	(+)	1.1	1.2	1.2				1.2	
T Sagina ciliata																					+.2		+		+.1	1.2	+	+.2	+.2	+.2	2.2	1.1	2.2	+	2.2	+.2	+	+.2			1.2		+.2	+.2	1.2	(+)
T Juncus capitatus																							+	+	2.1	2.2			+	+	+.1			1.1	1.1				+.1	(+)					+.1	+
T Veronica acinifolia															(+)			1.1							2.1	2.2	2.1	2.1	+.1	(+)		+	2.1		+											
T Myosurus minimus																																2.2														
Verbands-Charakterarten																																														
T Gnaphalium uliginosum	+	2.2	2.1	+	1.1	+.1	1.1	1.1	+.1	1.1	2.1	+.1	+.1	+	2.1	1.1	1.1	+.1	1.1	+.1	+.1	1.1	+.1	2.1	1.1	1.1	2.1	+.1	1.1	2.1	2.1	2.1	+.1	2.1	1.1	1.1	2.2	+.2	+.1	1.1	1.1	2.1	1.1	+.1	+.1	+
T(H) Plantago intermedia	+	1.1	+	+.1	1.1	+.1	+.1	1.1	+	1.1	2.2	+	+		2.1	1.1			+	+	1.2	1.1	+	1.1	1.1	2.1	2.1	1.1	1.1	2.1	1.1	1.1	2.1	+.1	2.2	1.1	3.2	3.2	3.2	3.2	3.3	+	+	+	+.1	+
T Centunculus minimus	+	+		1.1	1.1	+.1	+.1	+	+.1	+	+	+	+	+		+		1.1	+	1.1	1.1	2.1	+	+	2.1	1.1	2.1	2.1	1.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1	1.1	2.1	2.1	2.1	2.1				2.1	+
T Gypsophila muralis	+	1.1	+.1	1.1	1.1	2.1	1.1	1.1	+		1.1	+	+.1	+	+		+.1	+	2.1			+	+	1.1		1.1		+	1.1	1.1	+.1		1.1			2.2	2.1		+	1.1	2.1	2.2	2.1	+.1	1.1	1.1
T Hypericum humifusum	+		+	+.1	+.1	1.1	1.1	1.1			2.1	+						+		+.1	+	+	1.1	+.1	+.1	1.1	+	1.1	+.1	+.1	2.2	2.1	2.1	2.2	2.1	2.1	2.2	2.2	2.1	2.2	2.2	+				+
T Peplis portula	1.1		2.2	+	2.1	1.1	+		1.1			4.4[3]	4.5	4.3	3.3	4.5	2.2	2.2	3.3	2.2	1.2	2.2	+.1							1.1																
T Isolepis setacea					1.2							1.2	+.2			1.2	+			+.2	1.2	+°																								
T Panicum ischaemum																																				+.2	(+)	1.1			(+)	(+)				
Ordnungs-Charakterarten																																														
T Juncus bufonius	2.3	3.3	2.2	1.1	2.2	2.2	1.2	4.5	4.4	4.4	4.5	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	5.5	4.5	4.4	4.5	3.3	5.5	3.3	4.3	3.2	3.3	3.3	3.4	3.3	3.4	2.2	2.2	2.2	2.2	2.3	2.2	1.2	2.2	2.2	2.2	2.2	1.1	1.2	+.1	1.1	1.1
T Centaurium pulchellum	+			+		+.1	(+)	+			+.1				+.1	+.1						1.1		2.1			1.1	2.1		1.1	1.1	+	+.1	+	1.1	1.1		1.1	+	1.1						
T Lythrum hyssopifolia		+	+.1			+	+.1	+.1			(+)		+	1.1	1.1				1.1	+	+	+		+.1			1.1									+	+			+°	+					
Begleiter																																														
T Sagina procumbens	+	1.1	+	+	1.2		2.2	1.2	+	1.2	+.1				+	+.1	+.1	+	+	+.2	1.2	+	1.1	1.1	1.1	+.1	+.1	1.2	1.2	1.2	3.3[3]	2.3	2.3	3.2	3.3	2.2	2.2	2.2	3.2	3.2	3.3	+.1	+		+.1	1.2
H Ranunculus repens	+	1.2	3.3		2.2	3.3		1.2	1.2	1.2	3.2		1.2	1.2	+	+	+	2.2	1.2	2.2	1.2	+	+	+.2	+		+	1.2	1.2	1.2	(+)	2.2	+	+	+.1	+		1.2		(+)	+	2.2	+.2	+		+
H Agrostis alba var. prorepens	5.5[3]	4.4	3.3	2.3	2.3	2.2			1.2	2.3		+.2	2.3	2.2	1.2	1.2	2.2	2.3	2.3	2.2	2.3	1.2	+.2	2.3	1.2	2.2	1.2		+.2	2.2	2.3	+	+.2	(+)	1.2		1.2	1.2	+.2	1.2	(+)	1.2	+.2	+.2		1.2
T Polygonum aviculare		+.2	+.2	+	+	+	1.2	+	1.2		1.2	+.2	1.2	+		1.2	+	1.1		+	1.2	1.2	+.2	+.2	+.1	1.2	1.2	1.2	+.2	+	+	1.1	+	+		1.2	1.2	+	+.2	(+)	+.1	+	+		+	+
H Trifolium repens	+	+		+.2	1.2	+		+	+		+		+	+			+		+	+.2		+	+	+	+	+	+	+	+	+.2					+	+				+	+	+	+		+	+
G Equisetum arvense	+		+.2	+		+.2	1.1	+	+				+	1.1	+		+	+	+	+.2	1.1		+	+.2	1.1	+.2			+		+	+	1.1	+.2	(+)		+	+					+	+		(+)
T(Ch) Veronica serpyllifolia		+		+			+	+	+	+	1.1							+	+	+	+	+				1.2		+	+	+		+.2	+	+	+	+	+	+.1	1.1	+.1	+				(+)	
T Spergularia rubra		2.2	2.1		1.2		1.1	2.1	+.1			+.1	2.2	1.1			+.1	+°	1.2	+.2	+		1.1	+		+			+°			(+)			+	3.4						3.3	3.3	2.2		1.1
H Prunella vulgaris				+		+	1.1				(+)																+	+	+		(+)	+		(+)	(+)	(+)		1.1	+.1	+						
Ch Mentha arvensis			+	1.2	3.2	3.3	3.2	1.2		+	(+)								+	+		(+)								+.2			+.2		(+)		(+)	(+)			(+)				+	
T(H) Cerastium caespitosum						+	+												+	+	+	(+)			+°		+		+				+		+.2		+	+	+	+	+				+	+
H Lotus uliginosus	+.2			+	+						+		+	+			+		+	+	+										+					(+)										+.2
T(H) Epilobium Lamyi				1.2		+			+		+																	+																		
H Alopecurus aequalis	1.2											1.2			2.3		1.2																													
H Ranunculus flammula	+.2		1.2																																											
Begl. vom Panico-Chenopodietum her																																														
T Polygonum hydropiper	1.1	1.2	3.4	4.5	4.4	3.4	4.4	2.2	1.2	1.1	2.2	1.1	2.2	2.2	1.1	2.2	1.1	1.1	2.1	1.2	1.2	2.1	1.2	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	3.3	2.2	1.1	1.1	1.1		1.1	(+)	2.2	2.1	2.1	2.1	2.2	+	1.1	+.1	+.1	2.1
T Anagallis arvensis	+			+		+	+	+	+		+			+				+	+	+	+		+	+		+	+	+		+	+	+		+	+	(+)		(+)	+	+	+	1.1		+	1.1	+
T Sonchus asper et oleraceus		+		+	+	+	+	+		+		+	+		+				+		+	+	+	+	+		+	+		+	(+)	+		+	+	+	+	+		+	+				+	(+)
T Polygonum lapathif. et persic.	+		+	+	1.1	+		+		+			+		+	+				+	+	1.1	+.1	+	+	+.1	+		+	+.1		+		+	(+)		+			(+)				+.1	+	
T Veronica arvensis										+°								+									+	+.1			+		1.1		1.1			(+)	+		+					(+)
T Cerastium glomeratum											+								+	+	+	(+)		+	+.1		+		+				+			+				+		+		+		
T Chrysanthemum inodorum	+			1.2	3.3	2.2	+	+			+							+.2											+.2	1.2				(+)		+	1.2			+	+.1				+	+
T Setaria glauca							+																				+				(+)		1.1	+	(+)	+		+	2.2	(+)	(+)	+				
T Crepis capillaris							+																	+			+				(+)	+		+	+	+	1.2			(+)		+		+	(+)	
T Arabidopsis Thaliana																									+	+					2.1	1.1	1.1		1.1	1.1	+		+			+				
T Chenopodium album										+°	+																			(+°)														+	(+)	
T Chenopodium polyspermum								+																							(+)															
T Poa annua				+.2	+													1.2												(+)										+						
T Bidens tripartitus				1.1	2.1	1.1	(+)																																							
T Roripa islandica	+										+	1.1																																		
Begl. vom Secalinion her (Differenzialarten)																																														
T Vicia tetrasperma	+	+.2			+.2		+		+	+	+		+	+			+	+	+	+	+	+	+	+.2		+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	(+)	+	+	+	+	+.1		+	(+)
T Matricaria chamomilla o	+.1	1.1	+.1						+	+.1			1.1	+	1.1	2.1	+	+	1.1	+.1	1.1	2.2		1.1		+.1	+	+	+.1	1.1	+	1.1	+	(+)	+		(+)	1.1	(+)	+	+.1		1.1	1.1	(+)	1.2
T Spergula arvensis	+		+		+.2	1.2	1.1	+	+		+		+	+			+	+	+	+		+		+	+°	+.2	+		+°	+				+	(+)	1.2		(+)	+		+	1.1	2.2	1.2	(+)	3.3
T Agrostis spica venti		+							+									+			1.2								+.1		1.2	(+)		+.1		(+)			1.1	(+)	+	+		+	+	(+)
H Rumex acetosella									+										+	+	+										+					(+)	(+)			(+)	1.2	1.2		+	+	
T Scleranthus annuus									+										+					+	+.1°	+.2			+			(+)	1.2	2.2			+	+			+	2.2		3.3	3.4	2.2
T Alchemilla arvensis																											+				(+)		2.1	+	+.1		+		1.1	+		+		+	+	(+)
T Erophila verna																									+	+			+.2	1.2	1.2						+		+	1.2	+	+		(+)	1.2	
T Vicia hirsuta		+																												+				+								1.1	1.2			+.2
T Alopecurus myosuroides		+																										+					1.1		+				1.1				+		(+)	
T Raphanus raphanistrum		+				+														+												+				+						+				+
T Linaria elatine							+												+					+			+							1.2		+		+		+						
T Euphrasia odontites		+			+			+															+	+		+				1.1	+		+		+											
T Myosotis arvensis																												+					+							+.1						
T Trifolium arvense																								+							+								+		+			+	+	
T Trifolium procumbens																						+		+			+								+			(+)				+				+
H Rumex crispus	+	+		+		+															+							+																		+
G Convolvulus arvensis																							+											+		+	+			+						
T Euphorbia exigua																											+							+		+									+	
T Myosotis versicolor																									+	+							+									+			+.1	
Moose																																														
T Anthoceros punctatus						+	+		+											+	+				1.1				1.2	1.2	2.2[3]	2.2	2.2	3.3	2.2	1.2	2.2	+	3.2	3.2	2.2					
T Anthoceros levis							1.2		1.2									+							+.2	+			1.2	1.2	2.2	2.2	2.2	3.3	+.2	2.2	3.2	2.2	2.2	2.2	2.2					
T Anthoceros crispulus						+																				+.2				+.2				1.2		+		+.2								
T Fossombronia pusilla							+.2								+										+				+.2						1.2		2.2			+						
T Fossombronia Wondracjeki					1.2	+	+		+		+																					+			2.2	+	2.3			1.2	1.2					
T Riccia sp. pl.				+	2.2						+				+			+		+	+.2	+				+			+.1	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	+	2.2	1.2	1.2	1.2	2.2	+				
T Blasia pusilla																													+																	
T Laubmoose				+.2	+	+.2	1.2		1.2						+			1.2		1.2	+	+.2			1.2	2.2	1.2		1.2	1.2	2.2	2.3	3.3	2.3	2.3	1.2	2.2	2.2	2.3	1.2	1.2	+				

Anmerkungen:

[1] S. Fussnote p. 29.

[2] Die erste Zahl (+, 1—5) gibt den Deckungsgrad, die zweite Zahl (1—5) die Häufungsweise (Soziabilität) der betr. Art an. Ein + ohne Zahl bedeutet die Anwesenheit der Art in nur einem bis wenigen Individuen. — Ausserhalb der Aufnahmefläche im Bestand gefundene Arten sind durch (+) gekennzeichnet (s. auch Br.-Bl. 1928, p. 30 f.).

[3] Die Dominanten sind fettgedruckt; sie wurden (ausser beim Typus) zur Benennung der Fazies benützt.

Aus: Moor, Soz. der Isoëtelia, Beitr. zur geobot. Landesaufn. der Schweiz Heft 20, 1936

		Uebergänge von der Isolepis-Stellaria ulig.-Assoziation zum Eleocharetum ovatae															Isolepis-Stellaria uliginosa-Assoziation														Stetigkeit	
		» abnehmende Belichtung »																														alle 30 Aufn.	die letzten 15 Aufn.
Nr. der Aufnahme		**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**	**13**	**14**	**15**	**16**	**17**	**18**	**19**	**20**	**21**	**22**	**23**	**24**	**25**	**26**	**27**	**28**	**29**	**30**		
Aufnahmefläche in m²		20	10	10	20	5	10	2	5	10	10	5	4	6	8	20	20	10	10	20	20	20	6	4	10	10	20	10	20	10	10		
Ganzer Bestand in m²		50	10	10	40	5	20	5	10	20	50	50	4	10	20	50	20	100	20	20	20	50	10	10	20	20	40	50	20	20	10		
Bedeckung in %		70	85	95	60	70	70	60	80	80	60	60	50	85	98	60	40	60	60		98	75	50	70	95	75	70	80	95	98	95		
Differenzialarten:																																	
H[1])	Stellaria uliginosa	1.2[2])	+	+.2	1.2	1.2	+.1	1.2	1.2	2.2	1.2	1.2	1.2	+.2	2.2	2.2		2.2	+	1.2	+.2	2.2	1.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.3	1.2	5	5
H	Carex silvatica						+.2	+	(+)							1.2	1.2		1.2			+		+.2	1.2	+	+.2		1.2			2	3
T	Moehringia trinervia											+.1						1.2		+	1.2	1.2	1.2	1.2	2.2	(+)	1.2	1.2	+.2	1.2		3	4
H	Lysimachia nemorum									+			(+)						+		+.2			+			2.2	1.2	2.3	1.2	1.2	2	3
H	Cardamine impatiens												+										+	1.1	1.1		+.1			1.1	1.1	2	2
H	Veronica montana										+					+	+.2									+		1.2	2.3		+	2	2
H	Festuca silvatica																			+		+			+		+.2	+		1.1[o]	1.1[o]	2	3
H	Carex remota																					+.2				(+)		1.2		1.2	1.2	1	2
Charakterarten des Nanocyperion:																																	
T	Gnaphalium uliginosum	1.1	2.1	2.1	1.1	1.1	2.1	1.1	1.1	1.1	+.1	+.1	1.1	+.1	+.1	1.1	1.1	1.1	2.1	1.1	+.1	+	+.1	+	+.1	1.1	+.1	(+)				5	4
T	Isolepis setacea	1.2		+	1.2	1.2		1.2	1.2	+	1.2	+.2	+.2	+		1.2	+.2	+	2.2	+.2		+.2		+.2		2.3		+.2				4	3
T	Hypericum humifusum	+.1	+.1	+.2		+	+.1	+.1	1.1	+.1		+.1	+	1.2	1.2	1.1	2.2	(+)	1.1			+.1					1.1					3	2
T	Peplis portula	2.1	2.2	2.1	2.1	2.1	1.1	1.1		+	1.1	2.1	1.1	1.1	1.1					+	2.1		+									3	1
H	Plantago intermedia	+.1	+	1.1	+.1	+.1	+.1				1.1																					3	—
T	Gypsophila muralis			+	+		(+)			+																						1	—
T	Centunculus minimus				+	+		+	+																							1	—
T	Limosella aquatica	+	1.2										+																			1	—
T	Eleocharis ovata		+				+.2							1.2																		1	—
T	Fossombronia Wondraczeki	1.2	+		2.3	1.2	2.2		+.2	1.2		1.2	1.2			2.2					+.2											2	1
T	Riccia sp. pl.	3.3	1.2	1.2	1.2	+		2.2	1.2	1.2							+.2															2	1
T	Anthoceros punctatus	+.2	+	1.1				1.1								+						1.2		+	+.2							2	1
Charakterarten der Isoëtetalia:																																	
T	Juncus bufonius	2.3	2.3	3.4	3.3	3.2	2.2	2.2	2.2	2.2	1.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	1.2	2.2	2.2	2.2	2.2	1.2	1.1	2.2	1.2	2.3	+.1	+.1	1.2	1.1	+.1	5	5
Begleiter:																																	
T	Polygonum hydropiper	1.1	1.1	1.1	1.1	2.2	3.3	2.2	1.1	1.1	1.1	2.3	+	3.3	4.4	2.2	1.2	2.3	+	3.4	4.5	3.3	2.2	2.2	3.3	1.1	1.1	2.2	4.4	3.4	4.4	5	5
H	Ranunculus repens	1.2	+.2	1.2	+.2		2.3	1.2	2.2	2.2	1.2	+.2	1.2	1.2	+.2	1.2	+.2	3.3	1.2	2.2	+	2.2	1.2	2.2	3.3	1.2	1.2	3.3	2.2	2.2	2.2	5	5
T	Poa annua	1.2	+	2.2	2.2	+	1.2		2.2	3.3	2.2	1.2	2.2	1.2	+.2	(+)	+	1.2	+	1.2		1.2	2.2	2.2	2.2	2.2	+.2	2.2	1.2		+	1.2	5	5
Ch	Prunella vulgaris	+		+	+	1.1	+.1		2.2	2.2	(+)	2.2	+			+	+		1.2	+.2	1.2	1.2	+	1.2	3.2	1.2	+	1.2	1.2	1.2	1.2	5	5
T	Callitriche stagnalis	2.3	3.3	3.3	1.2	1.2	2.2	1.1		+	3.2	1.2	2.2	+.2	1.2	2.3		(+)	+.2	2.3	+.2		2.3	1.2		1.2	+	1.2	1.2				4	3
H	Glyceria fluitans		1.2	2.2	+	+.1	1.2	2.2		+.2	1.2	1.2	+.2	3.3	2.3	+	3.2		1.2	1.2	1.2	1.2	1.2	1.2		+		1.2	+.2				4	4
H	Plantago major				+		(+)		1.1	+		+		+	+	1.1	+	1.1	1.1	+		1.1	1.1	1.1	1.1	+	+		+	1.1		4	4
H	Galium palustre	+	+	+	+		1.2	1.2	+	+		+		+	+	1.1						+.2			1.2	1.1	(+)			+°	2.2	3	3
H	Agrostis capillaris	1.2		1.2	1.2			+.2	1.2			1.2	(+)	1.2	2.2	+	1.2		1.2	+	2.2			+.2	2.2		2.2			+.2			3	3
Ch	Ranunculus flammula	1.1	1.2	1.2	1.2		1.2	1.1		+		1.2	1.2	2.2	2.2		+.2		+	1.2	1.2				1.2				1.2				3	2
Ch	Lysimachia nummularia							+	+	2.3	+.2		+		+	+	+.2		+	1.2	+		+	1.2		2.2			+.2	+	1.2	3	3
H	Lotus uliginosus	+	+	+.2	+		+	1.2	+	+				+		1.2	+		1.1	+						2.2	+					2	2
H	Juncus effusus				+		+		+°		+			+	+.2	(+)	+	1.2	1.2					+.1°	+.2	(+)		1.2				3	3
H	Rumex sp.		+					+		+	+							+	+			+		+						+	1.1	3	3
H	Juncus tenuis				+.2	+			2.2	+		1.2	+	1.2	1.2	1.2			1.2	+	+						+.2					3	2
H	Juncus articulatus			+.2	+.2	+	1.2		1.2	+	+	+.2		+					1.2		+.2											2	1
T	Stellaria media		1.2	+			+	1.2	2.2	2.2			+.2				1.2		1.2		1.2						(+)		+			2	2
G	Lythrum salicaria	+	+	+	+		+									+					1.1					+					1.2	2	2
T	Polygonum aviculare			+	+		(+)		+.1		(+)					+	+	+.1	+					+								2	2
T	Bidens tripartitus	+		+	+	+	1.2			+				+	+					+.1	+											2	2
Ch	Veronica serpyllifolia								+	+				+.2	+	+	+		+	+				+.1								2	1
Ch	Trifolium repens				+		+		(+)	1.2						+	+	+	+					+.1								2	2
Ch	Mentha arvensis	+					2.2	+	1.2			1.2				+								+°								2	2
Ch	Agrostis alba var. prorepens	+			1.2	+		2.2			1.2			+		+	+				+.2	+	+									2	1
T	Sagina procumbens				+	+.2	(+)		+	+						+							+		1.2							2	1
H	Cerastium caespitosum					+		1.2	+	+		+				+			+				+									2	1
H	Myosotis scorpioides								+	+						+					+			+								2	1
H	Lycopus europaeus						+									+									+	+.2		+	+			2	2
H	Epilobium montanum					+		+				+				+				+	+	+	+			1.1						2	2
Ch	Alopecurus aequalis			1.2	1.2								1.2				+	+				+						+.1				2	2
H	Alisma plantago aquatica	(+)	+.1				1.1							1.1					+								1.2					1	1
H	Hypericum acutum									+								+			+											1	1
H	Scutellaria galericulata	+		+																						+		+	+	+		1	2
H	Potentilla anserina			+							(+)											+.2											1	1
H	Ajuga reptans									+		+														(+)							1	1
G	Equisetum sp.										+																	+				1	1
H	Carex leporina [C. brizoides]			[+]		[+]	+							+.2						+									+			1	1
T	Panicum crus galli																				[+]								1.2			1	1
Ch	Veronica beccabunga	1.1		1.1			+																	+°			+					1	1
T	Galeopsis tetrahit							+		+													+									1	—
Moose:																																1	1
	Blasia pusilla	+.2		1.2		+			1.2																								
	Pellia epiphylla			+.2			+		2.2									1.2		1.2		2.3							+.2			2	2
	Mnium undulatum																		+					1.2						3.3	2.3	2	2
	Mnium punctatum																				2.2												
	∞ andere Laubmoose	1.2	3.3	2.2	2.2	1.2	2.3			2.2	2.3	2.2	2.2			2.2	2.2	2.2		2.2	1.2	2.3	2.3	1.2	1.2		1.2				2.2	1	2
	Algen			2.2			2.2				1.2																3.3		2.2		2.2	1	1
																																4	4
																																1	—

Anmerkungen: [1]) siehe Fussnote p. 29. [2]) siehe Anmerkung 2 der Assoziationstabelle I.